ARCHIVES

DE

ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE

ET GÉNÉRALE

ARCHIVES

DE

ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE

ET GÉNÉRALE

HISTOIRE NATURELLE — MORPHOLOGIE — HISTOLOGIE
ÉVOLUTION DES ANIMAUX

FONDÉES PAR

HENRI de LACAZE-DUTHIERS

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

G. PRUVOT
PROFESSEUR A LA SORBONNE
DIRECTEUR DU LABORATOIRE ARAGO

ET

E.-G. RACOVITZA
PROFESSEUR A L'UNIVERSITÉ DE CLUJ
DIRECTEUR DE L'INSTITUT DE SPÉOLOGIE

TOME 60

PARIS
LIBRAIRIE H. LE SOUDIER
174, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, 174

Tous droits réservés

1920-1922

TABLE DES MATIÈRES

du tome soixantième

(668 pages, VII planches, 347 figures)

Notes et Revue

(2 numéros, 43 pages, 12 figures,)

Numéro 1

(Paru le 10 juin 1921, — Prix : 2 francs.)

I. — H.-W. Brolemann — Clef dichotomique des divisions et des espèces de la famille des *Blaniulidae* (Myriap.) ..... p. 1

II. — H.-M. Woodecock. — Notes on coprozoic Flagellates (*avec* 3 *fig.*) ..... p. 11

Bibliographie. — C.-C. Nutting. — Barbados-Antigua expedition ..... p. 19

H.-J. Hansen. — Studies on Arthropoda. I ..... p. 19

Numéro 2

(Paru le 15 décembre 1921. — Prix : 3 francs.)

III. — L. Cuénot. — Contribution à la faune du Bassin d'Arcachon. — VIII. Pycnogonides ..... p. 21

IV. — A.-Ch. Hollande. — Culture pure mixte de Levures et d'Amibes cystigènes (*(Valkampfia cruciata* n. sp.) ; obtention expérimentale d'Amibes acystigènes (*avec* 9 *fig.*) ..... p. 33

Table spéciale des Notes et Revue du Tome 60 ..... p. 43

Fascicule 1

(Paru le 10 mai 1920. — Prix : 5 francs.)

F. Brocher. — Etude expérimentale sur le fonctionnement du vaisseau dorsal et sur la circulation du sang chez les Insectes. — IIIe partie : Le Sphinx convolvuli (*avec* 20 *fig. dans le texte*) ..... p. 1

Fascicule 2

(Paru le 25 juin 1920. — Prix : 25 francs.)

A. Dehorne. — Contribution à l'étude comparée de l'appareil nucléaire des Infusoires ciliés, (*Paramecium caudatum* et *Colpidium truncatum*), des Euglènes et des Cyanophycées (*avec* 113 *fig. dans le texte*) ..... p. 47

Fascicule 2 bis

(Ce fascicule ne peut être vendu séparément ; il doit être fourni gratuitement aux acheteurs du fascicule 2.)

A. Dehorne. — Contribution à l'étude comparée de l'appareil nucléaire des Infusoires ciliés, etc. (*planche I à IV*).

17160

TABLE DES MATIÈRES

Fascicule 3

(Paru le 30 juin 1920. — Prix : 7 francs.)

P. de Beauchamp. — Turbellariés et Hirudinés (1re série) **Biospeologica XLIII** (*avec 4 fig. dans le texte et pl. V et VI*) . . . . . p. 177

Fascicule 4

(Paru le 30 novembre 1920. — Prix : 20 francs.)

P. Wintrebert. — La contraction rythmée aneurale des myotomes chez les embryons de Sélaciens. — I. Observation de *Scylliorhinus canicula* L. Gill. (*avec 39 fig. dans le texte et pl. VII.*) . . . . . p. 221

Fascicule 5

(Paru le 15 décembre 1920. — Prix : 8 francs.)

Ch. Champy. — Notes de biologie cytologique. Quelques résultats de la méthode de culture des tissus. — VI. Le testicule (*avec 48 fig. dans le texte*) . . . . . p. 461

Fascicule 6

(Paru le 26 février 1921. — Prix : 3 francs.)

A. Popovici-Baznosanu. — L'influence de quelques facteurs sur l'accroissement des Gastéropodes d'eau douce (*avec 9 fig. dans le texte*) . . . . . p. 501

Fascicule 7

(Paru le 7 février 1922. — Prix : 5 francs.)

L. Fage et E. Simon. — Araneae des Grottes de l'Afrique orientale. **Biospeologica XLIV** (*avec 59 fig. dans le texte*) . . . . . p. 523

Fascicule 8

(Paru le 15 mars 1922. — Prix : 6 francs.)

R. Jeannel. — *Silphidae leptininae* (Coléoptères) (1re série) et morphologie comparée du *Leptinus testaceus* Müll. et du *Platypsyllus castoris* Rits. **Biospeologica XLV** (*avec 36 fig. dans le texte*) . . . . . p. 557

Fascicule 9

(Paru le 15 mai 1922. — Prix : 5 francs.)

J. Lagarde. — Champignons (3e série) **Biospeologica XLVI** (*avec 7 fig. dans le texte*) . . . . . p. 593

Fontenay-aux-Roses. — Imp. L. Bellenand — 30.862.

ARCHIVES

DE

ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE

FONDÉES PAR

H. DE LACAZE-DUTHIERS

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

G. PRUVOT — Professeur à la Sorbonne, Directeur du Laboratoire Arago

ET

E. G. RACOVITZA — Professeur à l'Université de Cluj, Directeur de l'Institut de Spéologie

Tome 60. NOTES ET REVUE Numéro 1.

I

CLEF DICHOTOMIQUE DES DIVISIONS ET DES ESPÈCES DE LA FAMILLE DES BLANIULIDAE (Myriap.)

PAR

H.-W. BROLEMANN, Pau.

Cette clef, que nous publions à titre préliminaire et pour prendre date, résume un des résultats fournis par l'étude des *Blaniulidae* des matériaux de BIOSPEOLOGICA et par leur comparaison avec les formes de surface qui nous sont connues.

Le travail in extenso sera publié sous peu.

1. Gonopodes constitués par un sternite plus ou moins développé et par des membres dans lesquels le coxite est grand et toujours distinct ; lorsque le coxite est réduit, son extrémité est reconnaissable à une crête ciliée existant à la base de l'organe. — Vulves subcylindriques, plus hautes que longues et que larges, à cimier soit à découvert sur la face postérieure de la bourse, soit dissimulé sur sa face antérieure; dans ce cas, le cimier, médiocrement développé, reste dans la moitié apicale de la bourse

et l'extrémité postérieure de l'apodème (cul-de-sac non compris) ne dépasse pas la moitié de la hauteur de la bourse.

(Promentum court ou long ; le postmentum est ordinairement divisé. Pattes du mâle avec ou sans soles tarsales et généralement sans soies en lancettes. Peltogonopodes pourvus de flagelles, sauf dans un cas. Invaginations vulvaires ordirairement courtes : vulves toujours courtes à la base.)..... ..... I Subfam. **Isobatinae**.

— Gonopodes constitués par un sternite peu développé et par des membres parfois extrêmement allongés dans lesquels on ne trouve jamais trace du coxite. — Vulves subpiriformes ou aussi longues que hautes, à cimier très fortement déprimé, toujours dissimulé, placé généralement à mi-hauteur de la bourse au niveau de l'articulation des fourches ; l'apodème se trouve, par conséquent, dans la moitié proximale de la bourse et son extrémité atteint ou dépasse la base de l'organe.

(Promentum toujours long ; le postmentum n'est jamais divisé. Pattes du mâle sans soles tarsales, mais avec des soies en lancettes. Peltogonopodes toujours dépourvus de flagelles. Invaginations vulvaires longues ou très longues ; vulves toujours longues à la base, même lorsqu'elles sont hautes.) ..... II. Subfam. **Blaniulinae**.

I. Subfam. **Isobatinae**

A. Sternite antérieur de chaque segment plus large au bord antérieur que le sternite postérieur. — Sternites libres ou simplement adhérents au bord de l'arc pleuro-tergal et non soudés à lui. — Des yeux. (Promentum allongé en triangle isoscèle. Pilosité des somites limitée à un verticille marginal plus ou moins distinct par segment.).. Trib. ***ISOBATINI;*** subtr. ***ISOBATINA***.

Gen. **ISOBATES** Menge.

1. Sternites des segments complètement libres. — Deux soies sur le vertex. — Soies des verticilles segmentaires très courtes, parfois indistinctes. — Pas de ventouses sous les fémurs du mâle. — Pas de diverticule apodématique aux vulves. — Petites formes vivant sous les écorces..... (Subgen. ***ISOBATES***, s. str.) **I. varicornis,** C. Koch.

— Sternites des segments simplement adhérents à l'arc pleuro-tergal. — Quatre soies sur le vertex. — Soies des verticilles segmentaires

longues, érigées. — Des ventouses sous les fémurs de certaines pattes du mâle. — Des diverticules à l'apodème des vulves. — Grandes formes des cordons littoraux de varechs... (Subgen. ***THLASSISOBATES***.) 2.

2. Prolongements coxaux des peltogonopodes, vus par la face antérieure, à peu près de même largeur sur la plus grande partie de leur longueur..... **I. littoralis** Silvestri.

— Prolongements coxaux des peltogonopodes graduellement atténués de la base à la pointe..... **I. adriaticus** Verhoeff.

A'. Sternites de chaque segment de largeur égale et soudés à l'arc pleuro-tergal. — Pas d'yeux..... B.

B. Promentum court, en triangle équilatéral. — Quatre soies sur le vertex. — Pas de protubérances aux joues du mâle. (Télopodite des P. 1. du mâle formé de cinq articles. — Pilosité des métazonites variable.)..... Trib. ***TRICHOBLANIULINI***.

Gen. **TRICHOBLANIULUS** Verhoeff.

Pores répugnatoires s'ouvrant dans le prozonite sous le bord du segment précédent. — Soies disposées en deux verticilles sur chaque segment, l'un en arrière de l'étranglement sutural, l'autre au bord postérieur. — Suture non ponctuée. (Subgen. ***CRYPTOPOROBATES***). **T. Cavernicola** (Brol.).

Pores répugnatoires s'ouvrant normalement dans la métazonite. — Soies très abondantes, disposées sans ordre apparent sur toute la surface du métazonite. — Suture ponctuée..... (Subgen. ***TRICHOBLANIULUS***, s. s. **T. hirsutus** (Brol.).

B'. Promentum long, en triangle isoscèle. — Deux soies sur le vertex. — Des protubérances aux joues du mâle..... C.

C. Soies des métazonites très nombreuses, distribuées sans ordre apparent sur toute sa surface dorsale. — Une protubérance au stipe mandibulaire seulement chez le mâle. — Télopodite des P. 1 du mâle de trois articles..... Trib. ***ISOBATINI***, subtrib. ***GALLIOBATINA***.

Gen. **GALLIOBATES** Verhoeff.
G. gracilis (Ribaut).

C'. Soies des métazonites limitées à un verticille marginal. — Des protubérances au cardo aussi bien qu'au stipe mandibulaire chez le mâle. — Télopodite des P. 1 du mâle de cinq articles..... Trib. ***MESOBLANIULINI***.

Gen. **MESOBLANIULUS**, nov.
M. serrula (Brol.)

II. Subfam. **Blaniulinae**

A. Gonopode en forme de cornet à orifice oblique, dont le bord postérieur peut être le siège de différenciations, mais jamais divisé en feuillets apicaux. — Sternite gonopodial sans corne basale externe. — Peltogonopodes non soudés. Trib. ***CHONEIULINI***.

a. Gonopodes évasés seulement à la pointe, avec un lobe cilié se détachant du fond du cornet. — (Vulves inconnues).... Gen. **ORPHANOIULUS** Silvestri.
O. religiosus Silvestri.

a'. Gonopode en forme de cornet évasé depuis la base ou seulement dans son tiers apical, mais sans prolongement se détachant du fond du cornet. — Bourse des vulves tectiforme, environ aussi longue que haute, comprimée latéralement et moins haute que l'opercule..... *b*.

b. Cornet des gonopodes frangé de lanières..... *c*.

b'. Cornet des gonopodes à bord parfois déchiqueté, mais non frangé de lanières. ..... *d*.

c. Orifice du cornet gonopodial large, plus ou moins arrondi. — Pattes de la 2e paire de la femelle non atrophiées, de structure normale bien que les hanches soient soudées. — Petites formes de 10 mm. au plus, généralement épigées, ayant ordinairement des ocelles apparemment fonctionnels..... Gen. **CHONEIULUS**, nov.

1. Pas d'ocelles..... **C. Verhoeffi** (Attems).
— Des ocelles apparemment fonctionnels..... 2.
2. Télopodite des pattes de la 1re paire du mâle de trois ou de quatre articles. ..... 3.
— Télopodite des pattes de la 1re paire du mâle de cinq articles..... 4.
3. Article apical de la 1re paire de pattes du mâle sans vestiges de division..... **C. palmatus** (Němec).
— Article apical avec des restes de division. **C. palmatus seclusus**, nov. subsp.
4. Pattes de la 1re paire du mâle fortement arquées en tenailles ; quatrième article du télopodite plus grand que le précédent et dilaté à l'extrémité..... **C. gallicus**, nov. sp.
— Pattes de la 1re paire du mâle à peine arquées ; quatrième article du télopodite pas plus grand que le précédent, atténué de la base à la pointe..... **C. subterraneus** (Silvestri).

c'. Orifice du cornet gonopodial plus ou moins étroit ou subrectangulaire. — Pattes de la 2e paire de la femelle complètement atrophiées, le sternite subsistant seul. — Grandes formes d'au moins 20 mm., généralement hypogées et n'ayant que des ocelles en voie d'atrophie..... ..... Gen. **ARCHICHONEIULUS**, nov.

1. Sillons longitudinaux des segments peu nombreux, 8 à 11. — Ocelles tous groupés sur deux rangs. (Une protubérance au cardo mandi-

bulaire du mâle. — Cinq soies sur chacune des valves anales.) .... **A. brevicornis,** nov. sp.

— Sillons longitudinaux des segments nombreux, 12 à 16. — Ocelles en partie égrenés en arrière sur un rang ..... 2.

2. Deux soies sur chacune des valves anales. — Une protubérance au cardo-mandibulaire du mâle ..... **A. crebresulcatus,** nov. sp.

— Cinq soies sur chacune des valves anales. — Pas de protubérance au cardo-mandibulaire du mâle ..... 3.

3. Protubérance du stipe mandibulaire du mâle très développée. — Prolongements des peltogonopodes larges dans leur moitié proximale ..... **A. Drahoni** (Giard).

— Protubérance du stipe mandibulaire du mâle réduite. — Prolongements des peltogonopodes étroits dans leur moitié proximale ..... 4.

4. Un renflement en arrière du cornet apical des gonopodes .... **A. Drahoni Maareb,** nov. subsp.

— Pas de renflement en arrière du cornet apical des gonopodes .... **A. Drahoni Bouarab,** nov. subsp.

d. Gonopode à cornet graduellement évasé depuis la base, à orifice apical et largement ouvert. — Pattes de la 1re paire du mâle à télopodite de deux articles dont le second est boursouflé. — Femelles inconnues. — Forme continentale, alpine ..... Gen. **ALPIOBATES** Verhoeff. **A. Peyerimhoffi** (Brol.)

d'. Gonopode étroit à la base, globuleux à l'extrémité, à orifice préapical, étroit, transversal. — Pattes de la 1re paire du mâle d'au moins quatre articles, en tenailles. — Pattes de la 2e paire de la femelle atrophiées. — Formes algériennes ..... Gen. **MICROCHONEIULUS,** nov. gen.

1. 10 à 12 sillons longitudinaux ; le pore est à égale distance du sillon supérieur et du bord postérieur du segment. Pas d'arêtes longitudinales écourtées sur le prozonite entre le sillon supérieur et le niveau du pore. — Bords ventraux du 2e segment de la femelle médiocrement évasés ; bords ventraux du 3e segment réfléchis, en saillie ..... **M. gracilis,** nov. sp.

— 5 à 7 sillons longitudinaux ; distance du sillon supérieur au pore au moins double de celle du pore au bord postérieur du segment. Deux arêtes longitudinales écourtées sur le prozonite entre le sillon supérieur et le niveau du pore. — Bords ventraux du 2e segment de la femelle très évasés ; bords ventraux du 3e segment au même niveau que ceux du 4e, (par conséquent non saillants) .... **M. baboricola,** nov. sp.

A'. Gonopode en forme de tigelle très longue, différenciée à l'extrémité, mais jamais sur plus du dixième de sa longueur. Les différenciations consistent en lanières longues, libres ou agglomérées à la base, se détachant d'un repli apical non isolé de la

tigelle. — Sternite gonopodial sans corne basale externe. — Les peltogonopodes et leurs prolongements sont soudés. — Une protubérance au cardo mandibulaire. — Vulves plus hautes que longues; bourse approximativement conique, surmontée d'expansions lamellaires..... Trib. ***BLANIULINI.***

a. Peltogonopodes à prolongement long, avec des épanouissements postérieurs à la base, mais sans expansions latérales réfléchies vers l'avant. — Pattes de la 1re paire du mâle en tenailles. — Pattes de la 2e paire de la femelle généralement montées sur un dôme sternal très bombé. — Vulve à cul-de-sac et diverticule courts, généralement globuleux, ou sans diverticule. — Formes ordinairement cavernicoles. Gen. **TYPHLOBLANIULUS** (Verhoeff).

1. Prolongement coxal des peltogonopodes égal à 2 fois la longueur des télopodites. ..... 2.
— Prolongement coxal égal au moins à 2 fois et demie la longueur des télopodites. ..... 4.
2. Prolongement coxal des peltogonopodes, vu par la face antérieure, à silhouette élargie par des développements lamellaires et à bords nullement parallèles. — Quatre lanières en tout aux gonopodes. — Forme lucicole des Pyrénées-Orientales..... **T. Mayeti** (Brol.)
— Prolongement coxal des peltogonopodes à silhouette très étroite et à bords parfaitement parallèles. — Jusqu'à neuf lanières aux gonopodes..... 3.
3. Pas d'ocelles. Forme cavernicole des Basses-Pyrénées. **T. troglodites** (Brol.).
— Des ocelles. Forme terricole de Sardaigne. **T. troglodites eulophus** (Silvestri).
4. Col présentant des gibbosités latérales plus ou moins accentuées. — Longueur du fémur des pattes ambulatoires plus de deux fois celle du trochanter et au moins trois fois celle du tibia. — Prolongement coxal des peltogonopodes près de quatre fois la longueur des télopodites, à profil régulièrement arqué de la base à la pointe. — Groupe cavernicole du *troglobius*..... 5.
— Col sans gibbosités latérales. — Longueur du fémur des pattes moins de deux fois celle du trochanter et à peine deux fois et demie celle du tibia. — Prolongement des peltogonopodes environ deux fois et demie la longueur des télopodites, à profil rectiligne dans sa région moyenne. — Pas de lanières entre le rameau apical et l'apex des gonopodes. — Groupe cavernicole du *lorifer*..... 9.
5. Gibbosités du col faibles ou médiocres..... 6.
— Gibbosités du col très développées..... 8.
6. Deux lanières entre le rameau et l'apex des gonopodes. Le rameau lui-même est formé de trois lanières. (Grottes de l'Hérault.)..... ..... **T. Virei** (Brol.).
— Une lanière entre le rameau et l'apex des gonopodes. Le rameau est formé d'au moins cinq lanières..... ..... 7.

7. Rameau préapical des gonopodes formé de cinq lanières. — Généralement deux ou trois soies sur les valves anales. — (Grottes de Bétharrâm et du Bigorrois.)..... **T. troglobius** [typique] (Latzel).
— Rameau préapical des gonopodes formé de sept ou huit lanières. — Trois ou plus généralement quatre soies sur les valves anales. — (Groupe d'Arudy.)..... **T. troglobius beneharnensis,** nov. subsp.
8. Rameau préapical des gonopodes formé de cinq lanières, plus une lanière entre le rameau et l'apex. — Apodème vulvaire sans cul-de-sac ni diverticule. (Haute-Garonne). **T. troglobius gibbicollis,** nov. subsp.
— Rameau préapical des gonopodes formé de deux à quatre lanières, sans lanière entre le rameau et l'apex. — Apodème vulvaire avec un cul-de-sac. (Haute-Garonne)..... ..... **T. troglobius gibbicollis,** var. **paupercula,** n. var.
9. Rameau des gonopodes formé de huit à dix lanières..... 10.
— Rameau des gonopodes généralement de moins de sept lanières..... 11.
10. Peltogonopodes à prolongement épais, à télopodite représentant 37,5 0/0 de la longueur du prolongement. (Haute-Garonne)..... ..... **T. lorifer garumnicus,** nov. subsp.
— Peltogonopodes à prolongement étroit, à télopodite représentant 29,2 0/0 de la longueur du prolongement (Espagne)..... ..... **T. lorifer huescanus,** nov. subsp.
11. Rameau des gonopodes formé de trois à quatre lanières. (*lorifer* typique)..... 12.
— Rameau des gonopodes formé de cinq à six lanières (exceptionnellement sept). (*lorifer-consoranensis*)..... 13.
12. Cul-de-sac de l'apodème vulvaire placé dans l'axe de la gouttière, d'où une seule saillie apicale..... **T. lorifer** [typique], nov. sp.
— Cul-de-sac de l'apodème placé en avant de l'extrémité de la gouttière, d'où deux saillies apicales..... ..... **T. lorifer** (s. str.), var. **apicalis,** nov.
13. Cul-de-sac de l'apodème vulvaire placé dans l'axe de la gouttière, d'où une seule saillie apicale. Un diverticule en massue. — Généralement cinq lanières au rameau des gonopodes..... ..... **T. lorifer consoranensis,** nov. subsp.
— Cul-de-sac de l'apodème vulvaire placé en avant de l'extrémité de la gouttière, d'où deux saillies apicales. — Généralement six lanières au rameau des gonopodes..... 14.
14. Un diverticule en massue à l'apodème vulvaire .... **T. lorifer consoranensis,** var. **apicalis,** nov.
— Pas de diverticule à l'apodème vulvaire..... ..... **T. lorifer consoranensis,** var. **aberrans,** nov.

a'. Peltogonopodes à prolongement médiocre, sans épanouissements postérieurs à la base, mais avec des expansions latérales réfléchis vers l'avant. — Pattes de la 1re paire du mâle en tenailles. — Pas de dôme bombé à la base des pattes de la 2e paire de la femelle. — Vulve à cul-de-sac et

diverticule apodématique en tubes très allongés. — Formes épigées ou hypogées..... Gen. **BLANIULUS** Gervais.

1. Face antérieure du prolongement peltogonopodial non élargie à la base par des épanouissements lamellaires, graduellement atténuée de la base à la pointe. Expansions latérales réfléchies peu développées ne formant pas d'angle inférieur. — (Cavernicole de l'Hérault.)..... ..... **B. Lichtensteini**, nov. sp.

— Base des prolongements peltogonopodiaux élargie sur la face antérieure par des épanouissements lamellaires. Expansions latérales réfléchies très développées, mais courtes et formant un angle inférieur ..... 2.

2. Prolongement syncoxal des peltogonopodes une fois et demie la longueur des télopodites. — Hanches des pattes de la 2e paire de la femelle ni fusionnées ni soudées au sternite. — Lucicole dispersé en Europe et importé au Canada..... **B. guttulatus** (Bosc).

— Prolongement des peltogonopodes égal à plus de deux fois la longueur des télopodites. — Hanches des pattes de la 2e paire de la femelle soudées entre elles et avec le sternite..... 3.

3. Prolongement peltogonopodial à épanouissements lamellaires de la base antérieure très graduellement atténués et se perdant entre les expansions latérales réfléchies. Troncature inférieure des expansions latérales droite à angle arrondi. — Sillons longitudinaux des segments au nombre de 9 à 10. — Grande espèce terricole des Basses-Pyrénées et d'Espagne..... **B. Dollfusi** (Brol.)

— Prolongement peltogonopodial à épanouissements lamellaires de la base brusquement atténués et disparaissant avant de s'engager entre les expansions latérales. Troncature inférieure des expansions latérales fortement concave, à angles aigus. — Six sillons longitudinaux complets sur les segments, suivis de tronçons de sillons généralement limités au prozonite. — Petite forme lucicole des Pyrénées-Orientales..... **B. orientalis**, nov. sp.

a″. Peltogonopodes à prolongement médiocre, avec des expansions latérales. — Pattes de la 1re paire du mâle constituées par un énorme article soudé au coxite et surmonté de vestiges d'articles (Femelle inconnue)..... Gen. **MONACOBATES** Verhoeff.

M. monoecensis (Brol.).

A″. Gonopode formé d'une tigelle allongée, divisée à l'extrémité en deux feuillets, l'un enveloppant, concave, l'autre enveloppé, plus étroit, parfois en partie soudé au précédent et paré de lanières. — Sternite gonopodial avec une corne basale externe. — Les hanches des peltogonopodes sont soudées ; les prolongements sont soudés ou séparés. — Pattes de la première paire

du mâle en crochets d'un ou de deux articles soudés ou non au coxosternite. — Cardo mandibulaire du mâle avec ou sans protubérance. — Pas de dôme sternal aux pattes de la 2e paire de la femelle. — Vulves petites, globuleuses, plus longues que hautes..... Trib. ***BOREOIULINI.***

a. Le feuillet enveloppé du gonopode est allongé et découpé en lanières nombreuses sur un de ses bords seulement. — Prolongements des peltogonopodes soudés entre eux. — Pattes de la 1re paire du mâle d'un seul article soudé au coxosternite. — Une protubérance au cardo mandibulaire du mâle. — Gouttière apodématique de la vulve sans diverticule. — Formes cavernicoles ou lucicoles..... Gen. **ARCHIBOREOIULUS,** nov.
A. Sollaudi, nov. sp.

a'. Le feuillet enveloppé des gonopodes est rudimentaire et presque entièrement découpé en lanières peu nombreuses (4). — Une protubérance au cardo mandibulaire du mâle. — Pattes de la 1re paire du mâle comme *Archiboreoiulus.* — Gouttière apodématique de la vulve à diverticule globuleux, pétiolé ou non. — Formes hypogées ou épigées..... Gen. **BOREOIULUS,** nov.

1. Protubérances des joues du mâle normales. — Prolongement des peltogonopodes court, sa largeur est à sa longueur dans le rapport de 3 à 10. — Apex des gonopodes tronqué et lacinié. — Hanches des pattes de la 2e paire de la femelle très étranglées au milieu et très évasées à la base..... **B. tenuis** (Bigler).

— Protubérances des joues du mâle réduites. — Prolongement des peltogonopodes long, sa largeur est à sa longueur dans le rapport de 1,93 à 10. — Apex des gonopodes acuminé, avec un seul prolongement épineux. — Hanches des pattes de la 2e paire de la femelle moins étranglées au milieu et moins évasées à la base..... **B. simplex,** nov. sp.

a". Feuillet enveloppé des gonopodes comme chez *Boreoiulus,* mais adhérent au feuillet enveloppant par un de ses bords. — Prolongements des peltogonopodes libres, bien que les coxites soient soudés. — Pas de protubérance au cardo mandibulaire du mâle. — Pattes de la 1re paire du mâle à télopodite indépendant, de deux articles. — Gouttière apodématique de la vulve à diverticule conique, non pétiolé. — Forme de surface..... Gen. **PROTEROIULUS,** Silvestri.
P. fuscus (Am-Stein).

A"'. Gonopode court et proportionnellement épais, divisé sur son tiers apical en deux feuillets subégaux dont l'un est frangé de lanières nombreuses. — Sternite gonopodial sans corne basale externe. — Peltogonopodes à hanches et prolongements séparés.

— Pattes de la 1re paire du mâle en tenailles. — Une protubérance au cardo mandibulaire du mâle. — Pas de dôme sternal aux pattes de la 2e paire de la femelle. — Vulves rappelant celles des *Blaniulini*. — Formes épigées ou hypogées facultatives..... Trib. ***NOPOIULINI***.

Gen. **NOPOIULUS** Menge.

1. Télopodite des pattes de la 1re paire du mâle de trois articles..... ..... **N. Phlepsi** Verhoeff.
— Télopodite de ces pattes de cinq articles..... 2.
2. Profil du prolongement coxal des peltogonopodes de même largeur dans les trois premiers quarts de sa longueur. — (Au moins 12 sillons longitudinaux de chaque côté des somites.)..... **E. Breuili,** nov. sp.
— Profil du prolongement coxal des peltogonopodes plus étroit à la base que dans le troisième quart de sa longueur..... 3.
3. Pas de diverticule apodématique dans la vulve. — Largeur de l'étranglement du syncoxosternite de la 2e paire de pattes de la femelle égale aux deux tiers de sa largeur à la base. — 7 à 10 sillons longitudinaux de chaque côté des somites..... **N. pulchellus** (C. Koch).
— Un diverticule apodématique globuleux aux vulves. — Largeur de l'étranglement syncoxosternal des P. 2 ♀ égale aux trois septièmes de sa largeur à la base. — 10 à 13 sillons longitudinaux de chaque côté des somites..... **N. subtilis,** nov. sp.

II

NOTES ON COPROZOIC FLAGELLATES

BY

H. M. WOODCOCK, D. Sc.

Fellow of University College.

1. On the presence of an accessory flagellum in the genus Helkesimastix, Woodcock and Lapage.

In 1915, in collaboration with Dr. Lapage, I described[1] the life-cycle of a new type of coprozoic Flagellate, *Helkesimastix faecicola*, n. g., n. sp. This remarkable form is characterized by the possession of a long, trailing flagellum, in contact with the body of the Flagellate for part of its length. This disposition resembles that of the posterior flagellum of *Cercomonas*, and differs from that of the trailing flagellum of *Bodo* (syn. *Prowazekia*) and of *Heteromita*. Unlike these forms, however, *Helkesimastix* possesses no anterior, well-developed, vibratile flagellum, which, by its vigorous movement, causes the progression of the creature.

We looked carefully and often for another flagellum, because, as stated in our paper, it was very difficult to explain satisfactorily one variety of movement shown by this Flagellate. We were unable, however, to determine the existence of any additional flagellum and in our account, therefore, we considered that there was only a single flagellum, namely, the long, trailing, one. This conclusion, I am sorry to say, was incorrect, or perhaps I may put it, rather, incomplete. *Helkesmastix may* possess, also, a very short, accessory flagellum, comparable with that shown by certain *Monas*.

1. Woodcock and Lapage. Proc. Roy. Soc. 88 B, p. 353.

In view of this necessary addition to our original description, I should like to point out that I have a definite recollection of observing *occasionally* — by no means often — a slight but distinct flickering, of a spasmodic character, at the right side of the body, near to the anterior end ; and in regard to this, Dr. Lapage concurs. But so frequently, when we had a promising individual before our eyes, gliding along quietly but steadily, we have not detected the slightest sign of movement at the anterior end, that we came to the conclusion that the impression we sometimes obtained was but the expression of a slight metabolic movement of the protoplasm in this region, similar to those commonly occurring in this Flagellate, as we have already described.

Recently, I happened to be watching an individual of *H. major* (the larger type, which we distinguished as a separate species), which had cropped up sparingly in an original culture, made for other purposes, when I caught sight clearly of a delicate, very short, curved flagellum-like process, projecting on the right side of the body, at the anterior end (text-fig. 1). It was most difficult to keep this in focus as the Flagellate travelled, even though it was gently gliding in one plane. Following this individual closely, I observed that the minute flagellum would be kept rigid and immovable for aperiod, and then would wave stiffly and somewhat slowly to the side of the body and back to its former position. Its behaviour is thus very different from that of the ordinary bending, vibratory motion of the anterior flagellum of *Bodo* or *Cercomonas*. Having once detected this delicate accessory flagellum, I knew exactly what to look for — a point which is of considerable assistance in the discernment of such minute orgainellae —, and was able to see it in other individuals also ; but in spite of my efforts, I could not detect it in by any means all. I next obtained a culture of the original (smaller) form, *H. faecicola*, and succeeded in observing this flagellum in a proportion of the individuals in the case of this species also. Fortunately, Dr. Lapage happened to be in London at the time and he fully confirmed the discovery.

This much can certainly be said, in part extenuation of our failure to observe this accessory flagellum before. It is not of constant occurrence ; not present, that is, in all individuals. Its absence in some cases prevented us from verifying our tentative suspicions and led us to conclude there was only the long, trailing flagellum. Even when present, this second flagellum is most difficult to see. I have had this fact corro-

borated by noting the efforts of friends, experienced microscopists, to detect it when I have pointed it out to them.

Text-figs. 1-3 are from fixed and stained preparations. Figs. 1-2 were fixed by a special modification of Schaudinn's fluid, which I have used for several years and have found excellent for Protozoa generally. This modification was first described by me in 1916[1], and may be known as Woodcock's S. A. A. mixture. It consists of 2 parts of saturated aqueous solution of corrosive sublimate and one part of absolute alcohol (or rectified spirit), to which is added 5 p. 100 of glacial acetic acid. The stain used was Heidenhain's iron-haematoxylin (the long method). Try as one will, it is often most difficult to obtain preparations of these small, coprozoic Flagellates, in which the delicate flagella are well-stained. Sometimes, I have used an alcoholic solution of Eosin or Fuchsin, as a counter-stain. I have ound this method to give the best results, but even so, success is notf invariably attained. If, however, my figures of *Spiromonas* (pl. 28, Phil. Trans., l. c.) be compared with those of *Alphamonas*, recently described by Alexeieff, which I propose to consider in the following note, it will be seen that mine show the two flagella clearly, whereas in no case does Alexeieff figure both — sometimes, indeed, not even one.

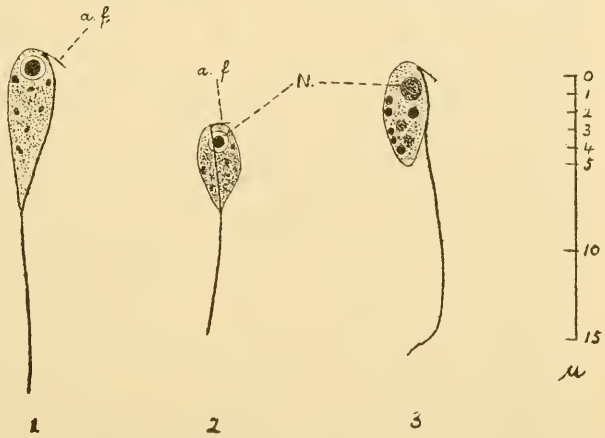


FIG. 1. *Helkesimastix major.* — FIG. 2. *H. faecicola.* — FIG. 3. *H. faecicola* stained by Giemsa (after osmic vapour). × 2250.

Text-fig. 1 represents *Helkesimastix major*; fig. 2, *H. faecicola*; and fig. 3, the same form stained by Giemsa (after osmic vapour). The accessory flagellum cannot be detected in a large number of the individuals on the same films from which these figures were drawn. While it is probably present in some, nevertheless, I do not think that it is present in all, because of the fact that in fresh observation-preparations,

1. Phil. Trans. Roy. Soc., vol. 207 B, p. 379.

this second flagellum cannot be seen in the case of many individuals. Not only that, but I have a few heavily stained preparations, in which the long flagellum happens to be much more intensely stained than in either of the preparations from which figs. 1 and 2 were drawn, and yet in not a single individual can the accessory flagellum be seen. As stated above, therefore, this second flagellum is not constantly present, and in some races or strains appears to be altogether absent.

The accessory flagellum has a very definite orientation with regard to the body. When the Flagellate is gliding, the trailling flagellum always lies uppermost, and we may adopt the convention that, in this position, it is dorsal to the body. The small flagellum has its origin very close to that of the long one ; there is a well-marked blepharoplastic thickening at the point of origin, but it is difficult to be certain whether there is a single large blepharoplast, or two in contact with each other. The accessory flagellum always projects slightly upwards (dorsally) and somewhat to the right side, never to the left. In life, it is best caught sight of as the creature swings slightly to and fro, about the axis of the trailing flagellum. As the Flagellate swings to the left, and the long flagellum passes a little to the right, the accessory flagellum projects outwards on that side, from the anterior end. In this position, its slow, waving motion can be observed. The fact that it is curved and not altogether in one plane adds to the difficulty of detecting it. Owing to its delicacy, at one focus its distal extremity only may be seen, appearing as a short rod or dot, travelling parallel to, but separate from the body. When at rest, this short flagellum is usually directed somewhat backwards, terminating about on a line with the middle of the nucleus. Occasionally, however, it projects straight outwards, at right angles to the long flagellum ; in such a case, when the creature is lying in the true dorsi-ventral plane, the small flagellum gives a straighter, harder outline to the anterior end of the body (fig. 2). The length of this accessory flagellum varies from about 1u to 1 1/2 u.

The presence of this accessory flagellum does not throw any light upon the peculiar gliding movement of *Helkesimastix* ; because it is often held stiff and motionless while the creature is gliding forwards. It remains uncertain, in fact, what can be its function. It does not waft food-particles into the mouth, because there is no mouth ; and we have never seen any indication of vacuolar ingestion and digestion of food, as occurs, for instance, in *Monas*. If *Helkesimastix* does ingest

solid particles, it does so at any part of its body, more particularly in the posterior region, in the same manner as does *Cercomonas*. There are frequently prominent, deeply staining, rounded grains in the cytoplasm (cf. fig. 3), but these are unlike the Bacteria, etc., in the surrounding medium and do not, I consider, represent ingested food. It is only necessary to compare the cytoplasm of, say, *Monas*, *Bodo*, or *Phyllomitus*, with its contained Bacteria and other food-particles, to see the difference. These large, round granules, represent, rather, some product of metabolic (probably nuclear) activity. But there can be no doubt, I think, that this small accessory flagellum is comparable with that of paramastigote types.

The nearest relationships of *Helkesimastix* are very difficult to determine. It resembles, in one character or another, several of these protomastigine forms and yet differs from them all in some important respect. On the whole, *Helkesimastix* is probably most nearly allied to *Cercomonas*, although there is the important difference that it has lost the powerful, long anterior flagellum of the latter type, but on the other hand has developed a short accessory flagellum, which *Cercomonas* does not possess.

2. Alphamonas Alexeieff a synonym of Spiromonas Perty.

Alexieff recently described[1] a coprozoic Flagellate, which he regarded as an entirely new type and named *Alphamonas coprocola*, n. g., n. sp. The author considered that this form had claims to be considered intermediate (« forme de passage ») between Bacteria and Flagellates.

In comparing *Alphamonas* with certain other coprozoic Flagellates, Alexeieff considers — and quite rightly — that his form is not related to *Helkesimastix*. It is evident, however, that Alexeieff had not then seen my later paper on coprozoic Flagellates (ref. above), or he would certainly have realized that the form he describes is the same as that of whose life-cycle I there gave a much fuller account, namely *Spiromonas angustata* (Duj.)[2]. I made all my original observations upon material derived from sheep- and goat-dung ; but on noting that Alexeieff obtained his form from horse-dung, I started cultures of this material, and, as expected, have had no difficulty in obtaining *Spiromonas*.

1. *Arch. Zool. exp.*, vol. 57, 1918, N. et R. p. 1.
2. By an oversight, *angustata* is written *angusta* in my paper.

Alexeieff notes the occurrence of two flagella, although, as above mentioned, he does not figure an individual showing both. The author evidently had considerable difficulty in seeing the flagella. As I stated in my account, *Spiromonas* is one of the most active of coprozoic Flagellates, and when in rapid motion, it is impossible to detect the flagella. It is also, however, one of those which require most air, and in an ordinary cover-slip preparation (not an observation-preparation), the Flagellate very soon becomes languid and its movement ceases. As this happens, it is quite easy to observe both flagella ; just as easy as it is to see the anterior, vibratile flagellum of *Bodo* and *Heteromita*, when these are at rest. While the two flagella of *Spiromonas* (or *Alphamonas*) are certainly more slender than the powerful anterior flagellum of *Cercomonas*, they are not so delicate and difficult to see as is the posterior, trailing flagellum of this type, when the posterior, end of the body is not drawn out along it. And the detection of the short accessory flagellum of *Helkesimastix* is a far greater test both of the lens and one's own acuity of vision ! The sub-equal flagella of *Spiromonas* resemble most nearly those of *Bodo* (cf. *caudatus*) (*vide* my figures, pl. 27, l. c.). Alexeieff's description of the mode of movement of the body in *Alphamonas* agrees exactly with that of *Spiromonas*.

In regard to the size, the variation in size of the smaller forms, the characteristic spiral shape and general appearance, the remarkable deeply staining mass in the posterior half of the body of the large forms, and the mode of multiplication, *Alphamonas* agrees completely with *Spiromonas*, and no more need be said upon these points. A comparison of my account and figures with those of Alexeieff settles the question.

In one or two respects, however, Alexeieff's description is incomplete or at fault. Division is not only quadri-partite. I have found that it is much more commonly tri-partite, three daughter-individuals being formed inside the cyst. Moreover, a definite cyst-membrane *is* present ; this is very delicate, but unmistakeable (*vide* my fig. 65. pl. 28, l. c.). As mentioned in my account, sometimes the daughter-individuals, at the time of liberation, squirm out of the cyst successively, at the point where this is ruptured. In my own account I also pointed out that Martin and Lewin's fig. 37 related in all probality to *Spiromonas* and not to *Bodo caudatus* ; and in their figure also, what appears to be the empty cyst is shown.

As regards the peculiar inclusion, which in stained preparations is

seen to consist of a mass of granules, I do not consider that this is in any sense a store of reserve food-material. It is not made use of in any way by the daughter-individuals. I think it is purely an adaptation to multiplication within a cyst. It must be remembered that these cysts are not resting, resistant cysts, but for multiplication in the same medium and under the same conditions in which the Flagellate at the moment happens to be. There is no alteration in the toxicity of the environment, no development of fresh ferments to dissolve the cyst-membrane, as when resistant cysts are placed in fresh medium (or become moistened with fresh water). There must be some other means of causing the rupture of the cyst-membrane. As indicated in my paper, I consider that when the formation of the daughter-individuals is completed and the granular mass cut off from the living protoplasm, it is able suddenly to absorb water from the surrounding medium, a large proportion of the mass being at the same time dissolved, and the expansion produced by this intake of water bursts the cyst. I generally noted that, immediately before liberation, the whole contents of the cyst seem to swell up and the outlines of the individuals become momentarily indistinct.

I am quite unable to agree with Alexeieff's suggestion that *Spiromonas* may perhaps be regarded as an intermediate or transitional form between the Bacteria and the Flagellates. In my opinion it is a true Flagellate and has no closer relationship to Bacteria than has any other Protomastigine Flagellate. In the first place — and, perhaps, the most important point — the flagella are typical Flagellate flagella, and not in the least comparable with bacterial flagella (or cilia). They are long, conspicuous in life, and stainable by the usual cytological methods : moreover, they *do* originate from a blepharoplast (cf. my figs. 20-25, pl. 27, l. c. from Giemsa stained smears). (In preparations stained with iron-haematoxylin, the blepharoplast cannot by any means always be detected in connection with the delicate flagella of these minute Flagellates.) In all these characters, the flagella of *Spiromonas* differ from those of Spirilla.

Again, the body is not of fixed, rigid shape. While it is not amoeboid, or « metabolic » as in the case of certain coprozoic forms (*e. g. Cercomonas*, *Monas*), it nevertheless alters in shape decidedly as it grows, becoming, as I described, ovoid or bean-like. There is no resemblance between the mode of increase in size here and that in the case of Bacteria. Further, the nucleus is a definitely constituted organella. Its diffe-

rentiation into nuclear membrane, linin-reticulum, and karyosome marks a great advance on any type of nuclear structure found in Bacteria. In the case of many nuclei of the protokaryon type, commonly found in these simple Flagellates, practically all the chromatin is contained in the karyosome ; *Spiromonas* is no exception in this respect (cf. my figs. of *Bodo*, *Heteromita*, *Phyllomitus*, etc.).

As regards the life-cycle, I have shown above that there is really nothing comparable with « epiplasm » in the multiplicative cyst of *Spiromonas*. The division into 3 or 4 daughter-individuals within a delicate ectocyst cannot be correctly compared with endosporous spore-formation in certain Bacteria or Saccharomycetes. It is essentially an *ectosporous* process-not the formation of daughter-individuals or spores *within* the body of the parent. It is much more comparable, for instance, with the schizogony of Telospor dia (Ectospora)[1] than with the spore-formation in Neosporidia (Endospora). Lastly, conjugation (syngamy) occurs in *Spiromonas*, as I have found to be the case in many other of these coprozoïc Flagellates ; and up to the present no evidence is forthcoming of any such phase in the life-cycle of Bacteria.

Spiromonas has no connection with *Ancyromonas*. It is undoubtedly a Heteromastigine type, and best placed, I consider, in the Fam. *Bodonidae*. Its nearest relationships are probably with *Bodo* and *Heteromita* ; but it differs from these forms in that the posterior flagellum never appears to function as a passive trailing flagellum and salso in regard to certain phases in the life-cycle.

1. In certain Haemogregarines, schizogony takes place inside a delicate cyst-membrane.

BIBLIOGRAPHIE

C. C. Nutting. Barbados — Antigua expedition. Narrative and preliminary report of a zoological expedition from the university of Jowa to the lesser Antilles under the auspices of the graduate College. (*Bull. from the Lab. of nat. Hist. of the state univ. of Jowa*, Vol. VIII, nº 3, 274 p., 50 pl., 1920.)

C'est l'histoire fort allègrement écrite d'une exploration non seulement importante par son objet, mais aussi fort intéressante par le fait qu'elle a été organisée par une université et exécutée par les professeurs et les étudiants de cette université. Le but qu'on se proposait, et qui fut parfaitement atteint, était triple : 1. Récolter du matériel abondant pour les travaux pratiques et les recherches ; 2. Contribuer à faire connaître l'histoire naturelle de deux îles peu explorées ; 3. Eduquer, au contact de maîtres experts, et de la réalité, de jeunes naturalistes.

Il n'est pas pour une université de moyen plus intelligent et profitable de dépenser son argent. Il est inutile de faire remarquer que l'université dont il s'agit est américaine ; tout le monde l'aurait d'ailleurs deviné même sans lire le titre de l'ouvrage.

E.-G. R.

H.-J. Hansen. — Studies on Arthropoda. 1. (*Copenhague, Gyldendalske Boghandel*, 80 p., 4 pl., 1921).

Sous ce titre très général, l'auteur bien connu de tant de beaux travaux de morphologie comparée, commence la publication de plusieurs mémoires qui ne peuvent trouver place dans les grandes monographies qui sont sa spécialité.

Le premier mémoire est consacré aux *Pedipalpi*, *Ricinulei* et *Opiliones* recueillis par Leonardo Fea en Afrique occidentale tropicale et dans les îles adjacentes. Onze espèces sont décrites, dont neuf nouvelles ; trois genres nouveaux sont établis.

Parmi les Pédipalpes, *Parachoron caecus*, n. g., n. sp., est complètement aveugle et vit dans les nids de *Termes*, en Guinée portugaise.

Les Tartarides sont représentés par les deux sexes de deux espèces nouvelles *Trithyreus parvus* et *brevicauda*.

Les Ricinules sont : *Cryptostemma crassipalpe* et une espèce nouvelle, *C. Feae*, dont Hansen a pu examiner la larve, et chose hautement intéressante, constater que cette larve n'a que trois paires de pattes.

Les Opilionides *Palpatores* n'ont fourni que *Dacnopilio insularis* n. sp. et *Megistobunus longipes* n. g., n. sp.

Les O. *Cyphophthalmi* ont donné *Ogovia nasuta* n. sp. et *Parogovia sironoïdes* n. g., n. sp.

Le second mémoire est consacré à la stridulation chez les Crustacés. Hansen l'a découverte très développée dans deux nouveaux Décapodes, chez *Ovalipes (Por-*

tunidae) et chez *Acanthocarpus (Calappidae)*. Il résume ce qu'on connaît à ce sujet chez Ocypoda qui compte treize espèces stridulantes sur quatorze. *O. macrocera* a même une différenciation de son champ stridulant qui lui permet de produire un ton grave, un ton aigu et même plusieurs modulations.

La signification biologique de la stridulation chez les Insectes, où elle est le mieux étudiée, n'est pas encore bien élucidée ; chez les Crustacés on manque de toute donnée précise, et c'est pourquoi Hansen signale cette lacune aux naturalistes qui peuvent expérimenter avec les Ocypodes *at home*.

Le dernier mémoire s'occupe de l' « Organe dorsal » chez les Crustacés adultes. Cet organe était connu chez les embryons de tous les Malacostracés sauf les Stomatopodes. Il était considéré comme un organe glandulaire à rôle inconnu, disparaissant le plus souvent rapidement au cours du développement. Chez les larves, on l'avait signalé chez un Sergestide ; chez les adultes, chez *Anaspides*, les Euphausiacés et chez deux Isopodes : *Bathynomus* et *Cirolana*.

Hansen trouve cet organe chez les adultes de nombreuses espèces de grandes tailles et dans les groupes suivants : Nébaliacés, Mysidacés, Isopodes, Euphausiacés, Penaeides (la plupart des espèces), Sergestides (tous les adultes et larves sauf *Lucifer*), Caridés (quelques genres), Stomatopodes adultes (manquent dans les larves). Dans le même genre on rencontre des espèces pourvues et d'autres, voisines, dépourvues de cet organe. Il n'est pas possible, dans l'état actuel de nos connaissances de discerner la loi de sa distribution dans les divers Malacotracés et celle de son développement relatif.

Sa structure et ses fonctions sont d'ailleurs inconnues et sa forme très variable. Il se présente généralement comme une dépression plus ou moins profonde, pourvue ou non de fossettes ou même de protubérances, et située sur la région postérieure de la carapace céphalique.

Hansen n'a pu le trouver chez les Cumacés, Tanaidacés et Amphipodes.

E. G. R.

ARCHIVES
DE
ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE
FONDÉES PAR
H. DE LACAZE-DUTHIERS
PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE
G. PRUVOT — Professeur à la Sorbonne, Directeur du Laboratoire Arago
ET
E. G. RACOVITZA — Professeur à l'Université de Cluj, Directeur de l'Institut de Spéologie

Tome 60. NOTES ET REVUE Numéro 2.

III

CONTRIBUTIONS A LA FAUNE DU BASSIN D'ARCACHON[1]

VIII. — Pycnogonides

PAR
L. CUÉNOT
Professeur à la Faculté des Sciences de Nancy

Reçue le 27 Avril 1921.

Cette Contribution est consacrée au petit groupe homogène des Pycnogonides, répandu dans toutes les mers, depuis les régions arctiques jusqu'aux antarctiques, et depuis la zone tout à fait littorale jusqu'aux abysses ; il constitue un phylum spécial, équivalent à ceux des Arachnides (Chélicérés) et des Crustacés ; le type habituel de nos mers porte au maximum 7 paires d'appendices, d'abord 3 paires différenciées pour diverses fonctions (chélicères, palpes et pattes ovigères), puis 4 paires de pattes locomotrices ; les 3 premières paires peuvent disparaître plus ou moins complètement, et les différents genres sont caractérisés par l'atrophie ou la modification d'une paire ou de plusieurs.

Jusqu'ici on n'a jamais signalé ou étudié de Pycnogonides dans le

Bassin d'Arcachon[1] ; j'y ai trouvé 4 espèces, déjà connues ailleurs ; une cinquième, qui vit au large du Bassin, est ramenée parfois par les chalutiers. On les déterminera facilement à l'aide de la table ci-jointe :

I. Chélicères terminés par une pince, ayant un seul article basilaire ou scape ; palpes grêles de 5 articles, plus longs que la trompe. Pattes ovifères de 10 articles, présentes dans les deux sexes, avec une griffe terminale, et des épines denticulées sur les 4 derniers articles ; chaque patte ovifère des mâles porte un gros paquet d'œufs. Les pattes locomotrices ont l'avant-dernier article (tarse) long ; le dernier article (propode) est droit. L'intestin et les cœcums ont une couleur brune..... **Nymphon gracile** Leach.

II. Chélicères moitié plus courts que la trompe, avec scape de deux articles, surmontés d'une pince seulement chez les jeunes ; les adultes ont des chélicères inermes de 3 articles, le distal très petit. Palpes de 9 articles, plus longs que la trompe chez les adultes. Pattes ovifères de 10 articles, présentes dans les deux sexes, avec épines denticulées, mais sans griffe terminale ; chez les mâles, elles portent de nombreux paquets d'œufs, cachant la surface ventrale. Tarse court, propode arqué ; des griffes accessoires. Intestin à peu près incolore, ou jaunâtre ou brunâtre..... **Ammothea longipes** Hodge.

III. Le tubercule oculaire est placé à la partie antérieure du cephalon, au lieu d'être en arrière de son milieu, comme chez les autres espèces. Chélicères plus longs que la trompe, terminés par une pince courte ; scape de 1 article. Pas de palpes. Pattes ovigères de 6 articles, n'existant que chez les mâles, sans épines ni griffe terminale ; elles portent de nombreux paquets d'œufs, cachant la surface ventrale. Tarse plus court que le propode, qui est plus ou moins arqué ; pas de griffes accessoires aux pattes locomotrices, qui se terminent par une grande griffe unique. Intestin jaunâtre ou brun rosé..... **Anoplodactytus petiolatus** Kröyer.

IV. Chez les adultes, ni chélicères ni palpes ; chez les jeunes individus, il y a des chélicères grêles, terminés par une petite pince. Dans la trompe pénètre de chaque côté un cœcum du tube digestif. Pattes ovifères de 7 articles, n'existant que chez les mâles, sans épines modifiées ni griffe terminale ; elles portent de nombreux paquets d'œufs, cachant la surface ventrale. Les pattes locomotrices sont longues, ont un tarse court et un propode plus ou moins arqué ; des griffes accessoires. Intestin vert..... **Chilophoxus spinosus** Montagu.

V. Corps trapu et épais, de couleur jaune. Ni chélicères ni palpes. Pattes ovifères seulement chez les mâles. Pattes locomotrices courtes et robustes dont la longueur ne surpasse que peu celle du corps. Propode arqué, pas de griffes accessoires. En dehors du Bassin..... **Pycnogonum littorale** Strôm.

1. J'ai publié antérieurement les Contributions à la faune du Bassin d'Arcachon dont la liste suit : I. Echiuriens. Description de *Thalassema arcassonensis*, nov. sp. (*Bulletin Station biologique d'Arcachon*, 6, 1902, 3) ; II. Sipunculiens. Description d'une espèce nouvelle de « *Sipunculus* » (*même recueil*, p. 13) ; III. Doridiens (*même recueil*, 7, 1903, 1) ; IV. Eolidiens (*même recueil*, 9, 1906, 95) ; V. Echinodermes (*même recueil*, 14, 1912, 17) ; VI. Argulides. Description d'*Argulus arcassonensis*, nov. sp. (*même recueil*, p. 117) ; VII. Pleurophyllidiens. Description de *Pleurophyllidia vasconica*, nov. sp. (*même recueil*, 16, 1914, 1).

Détermination. — Il a été publié beaucoup de bonnes figures de Pycnogonides et, somme toute, ils ne sont pas bien difficiles à déterminer, mais leur synonymie est en général excessivement embrouillée, les auteurs, je ne sais pourquoi, ayant trop souvent négligé les descriptions anciennes ou ne s'étant pas reportés aux espèces choisies comme types des genres. Aussi ne s'étonnera-t-on pas des discussions fastidieuses, mais néanmoins indispensables, pour fixer les noms exacts (autant que cela est possible) des espèces même les plus communes et les plus connues. On devrait pouvoir sortir du gâchis par une recherche rigoureuse de la priorité, comme l'ont édicté les Congrès de Zoologie qui se sont occupés de la nomenclature ; malheureusement, plus on recule dans le passé, plus les descriptions deviennent sommaires, et les illustrations insuffisantes, à tel point qu'il est souvent difficile de se décider quand on ne retrouve pas dans les collections les types des auteurs.

I. Nymphon gracile Leach

♂ *Nymphon gracile* Leach (*Zool. Misc.*, vol. I, **1814**, p. 45).
♀ *Nymphon femoratum* Leach (*Zool. Misc.*, I, **1814**, pl. XIX, fig. 2).
Nymphon gallicum Hoek et *gracile* : Hoek (*Arch. Zool. exp.*, IX, **1881**, voir p. 501).
N. gracile Leach : G. H. Carpenter, Pycnogonida, *Fisheries Ireland, Scientific Investigations*, **1904**, *Appendix n°* IV (publié en 1906), voir p. 172.

Ce *Nymphon* a été décrit en 1814 par Leach dans les termes suivants : « N. cinereum femoribus cylindricis. In Mare Britannico vulgatissimum ». Comme pour définir avec certitude un *Nymphon*, il faut des pages de description et d'excellentes figures, on ne saurait assigner le nom de Leach à l'un des trois ou quatre *Nymphon* des côtes d'Angleterre, si l'examen soigneux des types de Leach au British Museum n'avait permis à Canon Norman d'établir cette synonymie (in Carpenter). Cette espèce a été retrouvée à Roscoff par Hoek qui en a fait une espèce nouvelle *gallicum*, nom qui tombe en synonymie ; pour achever d'embrouiller les choses, Hoek désigne sous le nom de *gracile* une autre forme de la côte hollandaise, qu'il considère comme différente de son *gallicum*, et qui par suite ne pourrait pas être le vrai *gracile* de Leach. Les différences qui séparent le *gracile* de Hoek et son *gallicum* sont assurément minimes : chez l'un, la trompe est un peu plus courte, les pinces des chélicères un peu moins longues, les palpes un peu plus massifs, les griffes terminales des pattes un peu moins fortes ; il y a quelques épines en plus ou en moins sur la griffe terminale des pattes ovifères ; il n'y a vraiment pas

de quoi motiver une séparation spécifique. Or, j'ai trouvé à Arcachon des individus de grande taille, à maturité sexuelle, qui répondent très exactement à la description et aux figures données par HOEK pour son *N. gallicum*, et qui sont du reste identiques à des *N. gallicum* que j'ai recueillis à Roscoff ; et aussi des individus plus petits, sans organes génitaux, qui correspondaient pour presque tous les caractères aux figures données par HOEK pour le *Nymphon* hollandais qu'il croit être le *gracile* de LEACH, les autres caractères rappelant plutôt *gallicum*. Je crois donc que l'une des espèces vues par HOEK pourrait bien être un stade juvénile de l'autre, et qu'il n'y a sur notre littoral qu'une seule espèce de *Nymphon*.

Ce n'est pas tout : il y a un très grand nombre d'espèces de *Nymphon* séparées par divers auteurs, qui ne diffèrent entre elles que par des caractères assez minimes, comme des rapports de longueur des articles des pattes et des palpes, caractères qui paraissent des plus variables, et qui pourraient bien être de simples somations géographiques. La plus ancienne de ces espèces est le *Nymphon grossipes* O. Fabricius (**1780**), bien défini par G. O. SARS (**1891**) ; on tend maintenant à identifier à cette forme beaucoup de *Nymphon* décrits depuis : *mixtum* Kröyer, *brevitarse* Kr., *Johnstoni* Goodsir, *glaciale* Lilljeborg, *rubrum* Hodge, *gracile* Leach, *piliferum* Carpenter. Toutes ces espèces se rencontrent depuis le Groenland et la côte septentrionale de l'Amérique du Nord jusque dans la mer de Kara et au Spitzberg, dans le Cattégat et sur les côtes anglaises. Comme il m'est impossible de prendre parti dans cette question de synonymie, je laisserai à l'espèce d'Arcachon le nom de *gracile* Leach[1].

GÉONÉMIE. — Cette espèce n'est pas commune dans le Bassin d'Arcachon : à une grande marée, au début d'avril, j'en ai trouvé deux exemplaires à la pointe de Bernet, l'un ♀ attaché sous une pierre, l'autre ♂ nageant par des mouvements alternatifs de ses longues pattes, exactement de la même manière que les jeunes Crabes Sténorhynques. Le mâle portait sur chacune de ses pattes ovifères un gros paquet d'œufs, dont commençaient à sortir les larves Protonymphon. Ces échantillons étaient identiques, notamment au point de vue de la taille, à des « *N. gallicum* » de Roscoff ; ils avaient aussi une teinte rougeâtre, due à la couleur brune de l'intestin vu par transparence. Toujours au mois d'avril,

1. Après nouvel examen, je suis tout à fait favorable à la fusion des espèces susnommées de *Nymphon* en une seule espèce, présentant de nombreuses races géographiques et renfermant en particulier la forme de nos côtes ; elle porterait donc le nom de *N. grossipes* O. Fabr. (Note ajoutée pendant l'impression.)

j'ai trouvé 3 autres individus, non encore adultes, parmi des touffes de l'Hydraire *Thuiaria argentea* L. ; ils étaient à peu près incolores ou plutôt blanchâtres.

Jusqu'ici Arcachon marque la limite méridionale de l'espèce ; on la connaît à Roscoff et à Luc, où elle est commune sur les Algues et parmi les pierres littorales. GADEAU DE KERVILLE la signale en plusieurs points de la côte normande, notamment dans la fosse de la Hague (de 85 mètres à 105 mètres) ; GRUBE à Saint-Malo et HALLEZ au Portel près Boulogne[1]. On la trouve aussi sur les côtes rocheuses de la Grande-Bretagne (sud de l'Angleterre, ouest de l'Ecosse, ouest de l'Irlande), du Danemark (HANSEN) et du sud de la Norvège (SARS).

II. Ammothea (Ammothella) longipes Hodge

Synonymie dans HOEK (*Arch. Zool. exp.*, IX, 1881, p. 504).
Ammothea magnirostris DOHRN (Pantopoda, p. 147).

Cette espèce a été très suffisamment décrite par HOEK pour qu'il soit facile de l'identifier ; j'ai vérifié avec soin la présence de 9 articles aux palpes, alors qu'il n'y en a que 8 chez une forme voisine, souvent mélangée avec la précédente dans d'autres localités, l'*Achelia echinata* HODGE. HODGE (1864) a décrit l'espèce sous deux noms, *Ammothea longipes* pour la forme jeune, qui présente des pinces à l'extrémité des chélicères, et *Achelia hispida* pour la forme adulte, à chélicères dépourvus de pince ; j'ai adopté à l'exemple d'HOEK le nom de *longipes*, qui précède d'une page celui d'*hispida*. Il n'est pas douteux qu'*A. magnirostris* Dohrn est identique à cette espèce ; DOHRN, dans sa monographie des Pantopodes de Naples, en a pris très à son aise avec les descriptions antérieures, et beaucoup d'espèces qu'il donne comme nouvelles étaient connues bien avant lui, et très suffisamment décrites pour qu'on puisse les reconnaître.

Comme beaucoup d'autres Pycnogonides, cette espèce a été fort ballottée quant à sa dénomination générique ; le genre *Ammothea* a été sûrement établi par LEACH en 1814 pour l'*A. carolinensis* Leach,

1. La confusion qui s'est établie entre le vrai *gracile* (= *gallicum* de HOEK) et le *Nymphon* de Hollande qu'HOEK appelle *gracile*, jette toujours un peu de doute sur les déterminations des auteurs : ainsi GIARD (1888) dit nettement avoir trouvé dans le Boulonnais le *N. gracile* de LEACH et non pas le type *gallicum* ; HALLEZ signale au Portel, sans détails, à la fois les *N. gracile* et *gallicum*. J'ai eu entre les mains des *Nymphon* des environs de Boulogne absolument identiques au *gallicum* HOEK de Roscoff et d'Arcachon c'est donc la même espèce que l'on rencontre depuis le Boulonnais jusqu'à Arcachon.

grande espèce qui ne ressemble pas beaucoup aux petites *Ammothea* de nos côtes ; aussi a-t-on attribué d'autres noms à ces dernières, soit *Achelia* Hodge, soit *Ammothella* Verrill (**1910**) ; mais il y a de tels passages entre tous ces genres plus ou moins solides (voir cet historique dans Bouvier, **1917**, p. 39) qu'il vaut mieux garder un grand genre *Ammothea*, à définition large, comprenant les grandes et les petites espèces, dont les chélicères ont 1 ou 2 articles basilaires, et les palpes 8 ou 9 articles. L'*A. longipes* rentrerait dans le sous-genre *Ammothella*.

Ethologie. — Cette espèce est de beaucoup la plus abondante dans le Bassin, à mer basse, dans des paquets de Fucus ou de Zostères vivants, sur les Algues et Moules fixées sur un bateau charbonnier, parmi les Zostères morts que l'on trouve sur le bord des chenaux, plus rarement sur le fond de ceux-ci, sur des Sertulaires (*Thuiaria argentea* L.), sur des *Ascidiella aspersa* O. F. Müller couvertes de boue, d'Algues et de Bugules. On peut facilement en récolter de nombreux exemplaires, alors que l'espèce paraît plutôt rare à Roscoff, puisque Hoek n'en a trouvé que huit individus en trois semaines ; l'*Ammothea* est recouverte généralement de particules de vase qui masquent sa forme, de même qu'*Anoplodactylus*, alors que les *Chilophoxus* sont généralement très propres.

La période de ponte est de longue durée ; dès le début de février jusqu'en juillet-août, les organes génitaux renfermés dans les pattes sont mûrs ; les mâles portent de gros paquets d'œufs d'où sortent les larves Protonymphon, tout à fait identiques à celles que figurent Hoek (**1881**, pl. XXX, fig. 40, larve de *longipes*) et Dohrn (**1881**, Taf. IV, fig. 16, larve d'*Ammothea fibulifera* Dohrn, synonyme d'*Achelia echinata* Hodge). La ponte doit être terminée dans la seconde moitié de septembre, car je n'ai plus trouvé de mâles porteurs d'œufs. Les jeunes *Ammothea* ont des chélicères plus longs que la trompe, et des palpes beaucoup plus courts que celle-ci ; puis, lorsque la trompe grandit, les rapports de longueur des appendices céphaliques se modifient ; finalement les chélicères perdent leur pince, et les palpes dépassent très notablement la trompe.

Géonémie. — *A. longipes* a été trouvé sur la côte anglaise (Cornwall et Devon), par Hodge et Norman ; dans les îles anglo-normandes (Jersey, Guernesey, Sark), par Koehler ; à Wimereux (Giard), à Luc (Topsent) et sur divers points de la côte normande, de 0 à 50 mètres (Gadeau de Kerville), à Saint-Vaast-la-Hougue (Grube), à Roscoff (Grube, Hoek), à Arcachon, dans la baie de Naples (Dohrn). Dans le

Boulonnais, à Luc et à Roscoff, l'*A. longipes* est toujours accompagné d'*A.* (*Achelia*) *echinata*, tandis qu'à Arcachon, *longipes* existe seul.

III. Anoplodactylus petiolatus Kröyer

Phoxichilidium petiolatum Kröyer (*Nat. Tidsskr.* [2], vol. 1, **1845**, p. 123).
Pallene attenuata et *pygmæa* Hodge (*Ann. Mag. Nat. Hist.*, 3e sér., vol. XIII, **1864**, p. 116, pl. XIII, fig. 16-17).
Phoxichilidium mutilatum Frey et Leuckart (Semper, *Arb. Zool. Inst. Würzburg*, Bd 1, **1874**, p. 271 ; Taf. 17, fig. 12-16).
Phoxichilidium longicolle Dohrn (Pantopoda, **1881**, p. 177, Taf. XIII).
Phoxichilidium exiguum Dohrn (Pantopoda, **1881**, p. 181, Taf. XII, fig. 19-22).
Phoxichilidium pygmæum, Hoek (Arch. Zool. exp., 9, **1881**, p. 514, pl. 26 et 27, fig. 22-25).
Anoplodactylus petiolatus, G. O. Sars (Pycnogonidea *N. Atl. Exp.*, **1891**, p. 25-29, pl. II, fig. 2).
Anoplodactylus petiolatus, G. H. Carpenter (*Fish. Ireland*, **1906**, p. 176).
Anaphia petiolata, M. V. Lebour (*Journ. mar. biol. Assoc.*, XI, **1916**, p. 51). [Il n'est pas sûr que le genre *Anaphia* Say (**1821**) soit identique à *Anoplodactylus* Wilson (**1878**)].

Espèce décrite et figurée par Hoek, aisément reconnaissable à l'absence de griffes accessoires à l'extrémité des pattes, caractère du genre *Anoplodactylus*. La trompe est implantée du côté ventral, à une certaine distance de la partie antérieure du segment céphalothoracique qui porte le cône oculaire au niveau du point de naissance des chélicères. Le 8e article des pattes est très caractéristique ; il porte à son extrémité proximale une forte saillie avec deux ou trois grosses épines, qui s'oppose à l'extrémité de la griffe.

G. H. Carpenter n'accepte pas la synonymie ci-dessus, établie par Sars et d'autres auteurs ; il sépare du *petiolatus* une forme *pygmœus* Hodge, et les trouve toutes deux sur les côtes d'Irlande ; d'après lui, les *pygmœus* adultes ont un raccourcissement du tronc et du cou qui caractérise l'animal décrit par Hodge. En tous cas, les individus d'Arcachon répondent parfaitement aux deux descriptions de Dohrn ainsi qu'à celles de Sars et de Hoek.

Ethologie. — J'ai trouvé assez fréquemment cette espèce dans le Bassin, à mer basse, dans des Fucus et Zostères morts, en compagnie d'*Ammothea longipes*, parmi de vieilles coquilles tapissant le fond des chenaux par 5 mètres environ de fond (surtout avec *Molgula socialis* Alder), parmi les produits de grattage d'une coque de bateau charbonnier, sur des *Ascidiella aspersa* O. F. Müller, enfin parmi des *Thuiaria*, avec *Nymphon* et *Ammothea*. Le 12 avril, un mâle était porteur d'un gros paquet d'œufs lui cachant toute la surface ventrale ; les œufs sont remarquables par leur petitesse, leur diamètre étant la moitié de celui des œufs d'*Ammothea* ; les larves Protonymphon sortaient des œufs. On sait

que cette espèce est parasite à l'état larvaire, pendant un certain temps, de polypes d'Hydraires, *Podocoryne carnea* (DOHRN), *Hydractinia echinata* (SEMPER), ainsi que de Méduso ïdes libres d'*Obelia*, de *Phialidium hemisphericum*, *Cosmetira pilosella*, etc. (DOGIEL, MARIE V. LEBOUR).

GÉONÉMIE. — Cette espèce a une répartition extraordinairement étendue, puisqu'elle va de l'Alaska jusqu'à la région subantarctique (HODGSON, **1917**). On la connaît en particulier sur la côte ouest de Norvège, par fond de boue de 6 à 12 brasses (SARS), au Danemark (KRÖYER, HANSEN), à Helgoland sur des Hydraires (SEMPER), sur les côtes d'Angleterre (Plymouth, Firth of Forth, Cumbrae, côte de Durham) et la côte ouest d'Irlande (jusqu'à 15 brasses). HOEK en a eu une douzaine d'exemplaires pris à divers endroits de la côte néerlandaise (port de West-Terschelling dans le Zuydersée et dans le chenal entre le Helder et l'île de Texel, par une profondeur de 1 m. 5 à 7 mètres) et un seul exemplaire de Roscoff. L'espèce n'est pas rare à Arcachon , elle se trouve aussi en Méditerranée, près de Bône et de Monaco (LOMAN, *Bull. Inst. océanogr.*, n° 238, **1912**, voir p. 12), dans le golfe de Naples souvent sur carapaces de gros Crabes ou sur coquilles, avec colonies de *Podocoryne* (DOHRN), et dans le golfe de Gaëte, sur les rameaux d'un Bryozoaire, *Serialia distans*, par 14 mètres de fond (DOHRN).

IV. Chilophoxus spinosus Montagu

Synonymie dans HOEK (*Arch. Zool. exp.*, IX, **1881**, p. 518).
Phoxichilus lævis GRUBE, Mittheilungen über Saint-Malo und Roscoff und die dortiges Meeres-besonders die Annelidenfauna, **1872**, p. 50, Taf. I, fig. 1.
Phoxichilus vulgaris DOHRN (Pantopoda, **1881**, p. 169).
Phoxichilus spinosus, G. O. SARS (Pycnogonidea *N. Atl. Exp.*, **1891**, p. 15-20, pl. I, fig. 3).
Endeis spinosus, COLE (*Biol. Bull.*, 18, **1910**, p. 193).

Cette espèce est bien facile à reconnaître grâce à la description détaillée de DOHRN et aux figures de GRUBE et de DOHRN. Je n'ai aucun doute sur la synonymie indiquée ci-dessus, déjà reconnue par SCHIMKEWITSCH (*Ann. Mus. Zool. Saint-Pétersbourg*, 13, **1908**, p. 430) ; cependant G. H. CARPENTER (**1893**) est d'avis qu'il y a lieu de séparer le *Phoxichilus lævis* Grube connu sur la côte d'Irlande, de la forme plus grande et plus rare qu'il regarde comme le vrai *spinosus* de MONTAGU. Je ne puis trancher la question, ne connaissant le mémoire de CARPENTER que par une analyse ; tout ce que je puis dire, c'est que la forme d'Arcachon répond parfaitement aux figures de GRUBE ; je l'ai comparée à des « *Phoxichilus* » de Roscoff où GRUBE avait trouvé son espèce et à

un échantillon de Naples étiqueté « *Phoxichilus vulgaris* ». L'identité était parfaite ; identité complète aussi avec la description de SARS. Il me paraît difficile de motiver une séparation spécifique sur de petites différences de taille ou de développement des épines sur les pattes.

Le genre *Phoxichilus* a été établi par LATREILLE en 1804 pour l'espèce *phalangioides* ; BOUVIER a retrouvé au Museum le type avec le nom de « *Phoxychile* » écrit de la main de LATREILLE ; or, cette espèce a été placée par WILSON (**1881**) dans un genre *Pallenopsis* créé par lui ; ce nom de *Pallenopsis* doit donc être remplacé par celui de *Phoxichilus*, et il faut dénommer d'autre façon, quelque regrettable que cela puisse être, les *Phoxichilus* des auteurs. NORMAN (*Journ. Linn. Soc. London*, 30, **1908**, voir p. 231) a proposé le vieux genre *Endeis* de PHILIPPI (**1843**), et il a été suivi par COLE, CALMAN (**1915**), STEBBING, tandis que HOEK, DOHRN, HODGSON, SARS et BOUVIER conservent malgré tout le genre *Phoxichilus*. Adopter le genre ENDEIS, c'est remplacer le cheval borgne par un aveugle : PHILIPPI y fait rentrer, d'une part, le *Phoxichilus spinosus* de la Méditerranée et, d'autre part, l'*Ammothea echinata*. Quelle inexprimable confusion ! Il n'y a qu'un moyen d'en sortir, c'est de faire table rase de ces synonymies génériques qui restent toujours douteuses. Aussi ai-je adopté le nom de *Chilophoxus*, proposé par STEBBING (**1902**) pour tout ce que les auteurs, de LEACH à STEBBING lui-même, ont rangé dans le genre *Phoxichilus*.

ETHOLOGIE. — Certaines années, cette espèce n'est pas rare dans le Bassin, à mer basse, dans des paquets de Fucus ou dans les Zostères, plus rarement parmi les coquilles brisées qui tapissent le fond des chenaux. D'après des observations de COLE qui a retrouvé cette espèce aux Etats-Unis (sargasses du Vineyard Sound, recouverts d'*Obelia dichotoma* L.), le *Chilophoxus* peut nager activement à la surface de la mer. Fin juillet, les mâles portent de gros paquets d'œufs. J'ai trouvé plusieurs fois de jeunes *Chilophoxus* qui possédaient encore des chélicères terminés par une petite pince, excessivement grêles et réduits à la simple cuticule, sans faisceaux musculaires.

GÉONÉMIE. — Cette espèce se trouve sur la côte ouest de Norvège (KRÖYER, SARS), sur les côtes d'Angleterre et d'Ecosse (Firth of Clyde, Moray Firth, Plymouth), la côte ouest d'Irlande, à Wimereux (GIARD), sur la côte normande en divers points de 0 à 60 mètres (GADEAU DE KERVILLE) et à Luc (TOPSENT), à Saint-Malo et à Roscoff (GRUBE), à Brest (*Phoxichilus inermis* de HESSE), au large de Concarneau, à Arca-

chon, aux Açores près de l'île Pico (par 318 mètres de fond) ; dans la Méditerranée (port de Monaco, baie de Naples), et enfin sur la côte des Etats-Unis (Vineyard Sound et Tortugas).

V. **Pycnogonum littorale** Ström

Phalangium littorale STROEM (Physisk of oeconomisk Beskrivelse, **1762**, p. 209, pl. I, fig. 17).
Synonymie dans HOEK, p. 520, et G. O. SARS, p. 7.

Cette espèce, aisément reconnaissable, a été très complètement décrite et figurée par SARS. Elle n'existe pas dans le Bassin, mais au large : des échantillons dans la collection de la Station sont signalés dans le catalogue sur fiches comme pêchés par un chalutier, en mars 1892, à 118 mètres de profondeur, au large de Hourtins. Cette espèce vit habituellement à une certaine profondeur, bien qu'aux Lofoten et à Finmark (SARS), on la trouve fréquemment à marée basse sous les pierres, ainsi qu'à Wimereux (GIARD), dans des paquets de *Cynthia* et d'Eponges.

Son aire de répartition, surtout nordique, est considérable : côte de la mer Blanche et côte murmane, côtes de Norvège près du Dogger Bank et de Danemark, Helgoland, côtes des Pays-Bas, îles anglo-normandes (Jersey, Guernesey), France, Iles-Britanniques, côte ouest d'Irlande, côtes d'Islande, du Groenland, côte orientale de l'Amérique du Nord, depuis le littoral jusqu'à plus de 1.000 mètres de profondeur.

Le golfe de Gascogne marque jusqu'ici la limite méridionale de l'espèce.

Des espèces voisines, qui ont été souvent confondues avec celle-ci, se trouvent dans la Méditerranée, sur la côte du Japon et du Chili et jusqu'aux îles Kerguelen.

En somme, la faune de la région d'Arcachon n'est pas riche, ce qui tient sans doute au peu de variété des facies ; en face de ses cinq espèces, on en compte huit au Portel, sept à Luc et sur la côte normande, huit à Roscoff, à peu près les mêmes partout. Les espèces communes sur le littoral atlantique français qui manquent à Arcachon, sont l'*Ammothea* (*Achelia*) *echinata* Hodge, *Pallene brevirostris* Johnston, *Anoplodactylus virescens* Hodge et *Phoxichilidium femoratum* Rathke.

La Baltique est encore plus pauvre en Pycnogonides, on n'y connaît que deux espèces : *Nymphon grossipes* O. Fabr., var. *baltica* [1] et *Pallene*

1. Comme je l'ai dit plus haut, *Nymphon grossipes* est un synonyme possible (et antérieur) du *N. gracile*.

brevirostris Johnston ; le *Pycnogonum littorale* ne dépasse pas le petit Belt. La Méditerranée, par contre, semble d'une extrême richesse, mais il faudrait réviser les Pycnogonides de Naples, DOHRN ayant multiplié indûment le nombre des espèces.

COMMENSAUX. — Des animaux lents comme les Pycnogonides prêtent à l'envahissement par les petits êtres qui cherchent une surface de fixation ; aussi portent-ils fréquemment de nombreux pseudo-commensaux, mais qui pourraient bien présenter un début d'élection pour telle ou telle espèce.

Les échantillons de *Nymphon gracile* d'Arcachon que j'ai examinés portaient tous, en plus ou moins grande quantité, des loges de Bryozoaires Cheilostomes sur les pattes et le corps, le banal *Membranipora* (*Electra*) *pilosa* L. ; un individu de Roscoff portait aussi des Bryozoaires, mais d'une autre espèce (*Eucratea chelata* L.). GIARD dit que les pattes des *N. gracile* du Boulonnais, au printemps, sont souvent recouvertes par un petit Hydraire, *Clytia Johnstoni* Alder.

Une Diatomée épiphyte, commune dans le golfe de Gascogne et ailleurs, *Cocconeis scutellum* Ehrenberg, se fixe constamment sur les téguments de *Chilophoxus spinosus*, où elle forme par endroits un revêtement presque continu ; on la trouve aussi sur l'*Ammothea longipes* et l'*Anoplodactylus petiolatus*, accompagnée souvent par de grandes Diatomées, d'autres Algues, et divers Infusoires Vorticelliens et Acinétiens. Les Vorticelliens sont des formes coloniales ou solitaires, parmi lesquelles les *Cothurnia* prédominent (surtout sur *Ammothea*) ; j'ai reconnu *Cothurnia crystallina* Ehrenberg, à coque sessile en forme de vase élancé, et *C. nodosa* Claparède et Lachmann, attachée par un long pédoncule à l'intérieur de sa coque ; ce sont des espèces cosmopolites, allant de la mer Blanche à la Méditerranée (voir GÉZA ENTZ, *Mitth. Zool. St. Neapel*, 5, **1884**, 289). Sur *Ammothea* et *Anoplodactylus*, plus rarement sur *Chilophoxus*, on rencontre souvent des Acinétiens ; l'un est *Ephelota gemmipara* R. Hertwig, à long pédoncule clair, espèce commune en Atlantique et Méditerranée qui se fixe sur les Algues, les Hydraires, les Bryozoaires, etc. ; l'autre est une *Acineta* à capsule striée [1].

1. Voir COLLIN (B.), Etude monographique sur les Acinétiens. — II. Morphologie, Physiologie, Systématique (*Arch. Zool. exp.*, 51, **1912**, p. 1). COLLIN cite sur les Pycnogonides deux Acinétiens : *Paracineta limbata* Maupas et *Acineta tuberosa* Ehrenberg.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1913. Bouvier (E.-L.). Pycnogonides (2e *expédition antarctique française*, 1908-1910), Paris.

1917. Bouvier (E.-L.). Pycnogonides provenant des campagnes scientifiques du prince de Monaco (Résultats des campagnes, etc., fasc. LI).

1893. Carpenter (G.-H.). On some Pycnogonida from the Irish coasts (*Sc. Proc. R. Dublin Soc.*, VIII, p. 195).

1906. Carpenter (G.-H.). Pycnogonida. *Fisheries Ireland for* 1904 *Scient. Investigations*, Appendix n° IV (The marine fauna of the coast of Ireland), p. 171.

1910. Cole. Peculiar habitat of a Pycnogonid (*Endeis spinosus*) new to North America, etc. (*Biol. Bull.*, 18, p. 193).

1898-1901. Gadeau de Kerville. Recherches sur les faunes marine et maritime de la Normandie, 2e et 3e voyages, Paris.

1888. Giard. Le laboratoire de Wimereux en 1888, recherches fauniques (*Bull. scient. France et Belgique*, 19, p. 492).

1904. Hallez. Notes fauniques (*Arch. Zool. exp.*, [4], III, Notes et Revue, p. XLVII).

1864. Hodge. List of the British Pycnogonoidea, with descriptions of several new species (*Ann. Mag. Nat. Hist.*, [3], XIII, p. 113).

1907. Hodgson. Pycnogoniden (*Ergeb. Hamburg. Magalhaenische Sammelreise*).

1881. Hoek. Nouvelles études sur les Pycnogonides (*Arch. Zool. exp.*, IX, p. 445).

1916. Lebour (Marie v.). Notes on the life history of *Anaphia petiolata* (Kröyer) (*Plymouth J. mar. biol. Assoc.*, 11, p. 51).

1891. Sars (G.-O.). Pycnogonidea (*The Norwegian North-Atlantic expedition* 1876-1878, Christiania).

1908. Schimkewitsch. Ueber die Pantopoden von St-Vaast-la-Hougue und Roscoff (*Ann. Mus. Zool. Saint-Petersbourg*, 13, p. 427).

1909. Thompson (d'Arcy W.). Pycnogonida (*The Cambridge Natur. Hist.*, Macmillan, London, vol. IV, p. 501). (Liste et synonymie des Pycnogonides anglais.)

1890. Topsent. Notice concernant les Pantopodes de Luc (*Bull. Soc. Linn. Normandie* [4], III, 1888-1889, p. 60).

IV

CULTURE PURE MIXTE DE LEVURES ET D'AMIBES CYSTIGÈNES (*VALKAMPFIA CRUCIATA* n. sp.); OBTENTION EXPÉRIMENTALE D'AMIBES ACYSTIGÈNES.

PAR

A.-CH. HOLLANDE

Professeur à la Faculté de Pharmacie de Nancy.

Reçue le 19 Juillet 1921.

J'ai isolé en 1916, au laboratoire militaire de bactériologie de *Chambéry*, en collaboration avec J. Beauverie, une culture pure mixte d'emblée d'amibes et de levures. Cette culture avait été obtenue en ensemençant directement sur moût de vin blanc gélosé à 3 p. 100, une parcelle du filtrat de ce moût. Le vin en fermentation provenait d'un cru de Savoie (*Vimines*).

J'ai conservé pendant plus de deux ans cette culture, par repiquages successifs sur gélose de Sabouraud glucosée. J'ai pu ainsi faire un certain nombre d'observations que je vais rapporter ici.

Structure de l'amibe. — Dans la même culture, les amibes présentent des dimensions très diverses ; les plus petites mesurent de 1 μ 40 à 2 μ ; les plus grandes n'atteignent que 17 μ à 18 μ. L'amibe est assez agile ; elle peut émettre des pseudopodes de toutes parts, mais lorsqu'elle se déplace, elle rampe à la façon des amibes du type limax. Le noyau est bien visible ; sa forme est circulaire ou ovale ; il atteint près de 3 μ chez les amibes les plus grandes ; il renferme un gros caryosome très sidérophile, de forme assez variable ; celui-ci présente quelquefois des proéminences anguleuses sur ses contours, et occupe en général presque tout le noyau. A l'intérieur de ce caryosome, on voit parfois très nettement un petit centriole ; ce dernier est surtout bien visible sur les préparations à l'hématoxyline ferrique après mordançage à l'alun de fer à 3 p. 100 et

lente différenciation dans une solution aqueuse d'alun de fer à 1 gr. 50 p. 100. La membrane du noyau est peu visible ; quelques fines granulations de chromatine, à peine sidérophiles y sont attenantes (fig. 1) ; exceptionnellement, on aperçoit de minces filaments de linine reliant la chromatine périphérique au caryosome.

Le protoplasme de l'amibe se différencie aisément en endoplasme et ectoplasme. L'endoplasme renferme fréquemment de grosses granulations plus ou moins sidérophiles ; celles-ci sont métachromatiques et prennent une coloration rouge-violacée avec le bleu polychrome français[1], après différenciation par le distillat obtenu de la glycérine additionnée de chlorhydrate d'ammoniaque.

Ces granulations m'ont semblé avoir une origine alimentaire et dériver de la métachromatine qui existe dans les levures ingérées par les amibes ; après traitement par l'acide azotique au tiers et l'alcool éthylique à 96° des frottis desséchés, ces granulations disparaissent ; elles ne s'observent plus chez les amibes, ou seulement en très petit nombre, lorsque la culture s'appauvrit en levures.

Je n'ai jamais observé *in vivo* de vacuoles contractiles dans le protoplasme ; après fixation et coloration, j'ai néanmoins remarqué assez souvent dans le protoplasme la présence d'une vacuole plus ou moins développée. (v. fig. 1).

L'amibe digère rapidement les levures qu'elle ingère, du reste, avec avidité ; sur les frottis, la levure phagocytée paraît être directement au contact du protoplasme de l'amibe.

Multiplication. — Dans les cultures, la multiplication se manifeste, surtout chez des amibes petites ou de taille moyenne (environ 5 μ) (fig. 7) ; rarement, on l'observe chez les amibes de grande taille (fig. 3). La division nucléaire a lieu par promitose (fig. 5) ; il existe parfois quelques grandes amibes présentant deux noyaux ; il se peut donc que la division du protoplasme ne suive pas toujours celle du noyau. Je n'ai pas vu pourtant de figures rappelant une réduction nucléaire comme celle qu'a indiquée H. Gläser (1913) chez *A. mira* (Amibe d'eau douce, type *limax*) ; je ne pense donc pas que les stades amoebiens à deux noyaux soient le début d'une telle réduction ; je dois néanmoins ajouter que j'ai quelquefois constaté la dégénérescence d'un de ces deux noyaux.

Enkystement. — Dans un laps de temps variant de cinq à huit jours,

1. Bleu de Hollande; Cogit, Paris.

l'amibe s'enkyste. Avant l'enkystement, le caryosome retient moins l'hématoxyline ferrique ; souvent même il n'est plus visible et semble être transformé en de fines granulations de chromatine isolées (fig. 4 *a*''). Parfois, sur les bords du caryosome, à peine sidérophile, se voient quelques granulations fortement sidérophiles (fig. 8). Au moment de l'enkystement, le noyau paraît ainsi être le siège d'une nouvelle répartition de la chromatine[1]. A ce moment, l'amibe qui s'est fortement contractée ne mesure plus que 8 à 9 μ ; son noyau atteint environ 2 μ.

Au début de leur formation, les kystes sont uninucléés. A l'état frais, ils mesurent en moyenne 7 à 8 μ ; après fixation, sur les frottis montés

FIG. 1. — 1, Amibe avec vacuole (v) renfermant une levure phagocytée et de nombreuses inclusions mérachromatiques ; 2, amibe ayant phagocyté un jeune kyste (a') uninucléé ; 3, grande amibe en voie de division ; 4, amibe ayant phagocyté une autre amibe (a'') un peu avant son enkystement ; 5, amibe de taille moyenne dont le noyau est en promitose ; 6, jeune amibe libre avec pseudopodes ; 7, jeune amibe en voie de séparation ; 8, amibe au moment où elle va s'enkyster ; présence dans son protoplasme de granulations plus ou moins sidérophiles ; 9, aspect du kyste *in vivo* ; présence de deux rainures superficielles disposées en croix. (c. *cl. gross.* 1500.)

au baume de Canada, ils se présentent pour la plupart fortement contractés et alors n'atteignent parfois que 5 μ.

Examiné vivant, le kyste de l'amibe se montre sillonné à sa surface par deux fines rainures transversales, disposées en croix, perpendiculaires l'une à l'autre, le croisement de ces rainures marquant le centre du

1. ANNA W. WILLIAMS et CALKINS ont déjà signalé ces variations du caryosome (1914) chez les amibes.

kyste ; ces impressions superficielles communiquent à ce dernier un aspect très particulier (fig. 9).

La membrane du kyste se cutinise rapidement et empêche alors tout colorant de pénétrer ; l'analyse histologique en est rendue impossible. Les kystes sont à ce moment fortement acido-résistants ; ils se colorent en effet rapidement à chaud, plus lentement à froid, par le Ziehl dilué et la teinte rouge qu'ils prennent, résiste à l'action de l'acide azotique au tiers et de l'acide lactique ; vis-à-vis de l'alcool éthylique absolu, quelques kystes demeurent encore fortement colorés en rouge après douze heures de contact, mais la plupart n'apparaissent plus teintés qu'en rose.

Les différents caractères énumérés (noyau à gros caryosome renfermant un centriole, division nucléaire par promitose, kyste uninucléé, etc.) indiquent que l'amibe isolée est du type limax et qu'elle doit rentrer dans le genre *Valkampfia* créé par Chatton et Lalung-Bonnaire (1912). Le mode d'alimentation particulier de cette amibe et surtout la structure externe que présente son kyste paraissent la différencier suffisamment des *Valkampfia* déjà signalées ; aussi je propose de désigner cette espèce nouvelle du nom de *Valkampfia cruciata*.

Formes flagellées. — Waselievsky et Hirschfeld ayant montré (1910) qu'en diluant dans l'eau des cultures mixtes d'amibes limax et de bactéries, on pouvait voir les amibes se transformer en éléments flagellés, j'ai essayé, soit de déposer à la surface de mes cultures quelques gouttes d'eau, soit de diluer une portion de ces cultures dans un peu d'eau distillée ; en aucun cas, je n'ai obtenu d'éléments flagellés, même après plusieurs heures de contact[1].

Homophagie. — W. Glen. Liston et C.-H. Martin (1912) ; C.-H. Martin (1912) ont décrit chez des amibes cultivées du genre *A. limax*, isolées d'excrétats humains, la formation de gros bourgeons internes aux dépens desquels naîtraient de nouvelles amibes[2].

Chez l'espèce étudiée par ces auteurs, le bourgeon interne, le plus souvent unique, ou seulement au nombre de un ou de deux, rarement trois par amibe, apparaît primitivement dans l'endoplasme de l'amibe sous forme d'une petite masse arrondie cytoplasmique ; d'abord peu visible et privée au début de chromatine décelable par les réactifs histologiques,

1. Garv. N. Calkins accepte le genre *Valkampfia* pour les amibes limax sans formes flagellées (1913) : Genera and species, etc.

2. La formation d'une multitude de petits bourgeons internes (schizogonie) a été également décrite par de nombreux auteurs chez les amibes (Noc, 1909 ; Gauducheau, 1909 ; R.-T. Wells, 1911 ; etc.); ces bourgeons semblent être bien différents de ceux décrits par Liston et Martin.

celle-ci s'individualiserait bientôt du protoplasme de l'amibe où elle a pris naissance ; au fur et à mesure que le bourgeon protoplasmique formé augmenterait de volume, le futur noyau apparaîtrait sous l'aspect d'un appareil chromidial ; dans la suite, ce dernier se transformerait en un véritable noyau à gros caryosome et fines granulations de chromatine périphériques, disposées autour de la membrane nucléaire ; le nouveau noyau serait, en un mot, en tous points semblable au noyau de l'amibe mère. C.-H. Martin a décrit en détail les différents stades de cette formation et en donne une série de figures (fig. 1 à 6, pl. xvii de l'auteur).

J'ai observé dans plusieurs frottis des cultures de *Valkampfia cruciata* tous les stades décrits et représentés par C.-H. Martin ; je ne puis toutefois, chez l'espèce que j'étudie, les interpréter ainsi que le fait ce dernier auteur, comme des bourgeons internes. Il résulte, en effet, de mes observations que *V. cruciata* est capable de phagocyter les jeunes amibes de sa propre espèce, et qu'elle se comporte encore de même vis-à-vis de celles qui s'apprêtent à s'enkyster ; j'ai également pu, à différentes reprises, observer dans le protoplasme d'amibes bien vivantes des kystes ingérés ; dans certains cas, les jeunes amibes phagocytées renfermaient même parfois, dans leur protoplasme, une petite levure alors que celui de l'amibe phagocyte n'en contenait pas ; d'autre fois, dans certaines cultures souillées par un microcoque pathogène pour l'amibe, les petites amibes ingérées, qui étaient plus facilement envahies par le microbe, avaient leur protoplasme surchargé de ces éléments microbiens, tandis que le protoplasme de l'amibe phagocyte, qui s'était mieux défendue contre les microbes, n'en renfermait pas ou presque pas.

Il y a ici en d'autres termes homophagie et non formation de bourgeons internes.

Bien qu'il apparaisse nettement que les amibes phagocytées doivent être des cellules ayant souffert ou des éléments malades, le plus souvent aucun caractère histologique ne permet pourtant de déceler chez elles de phénomènes de dégénérescence : leurs noyaux et protoplasmes se teignent normalement au contact des réactifs histologiques. Aussi, lorsque l'élément phagocyté ne renferme ni levures, ni microbes — comme cela s'observe souvent — tout porte à croire que l'amibe, logée dans le protoplasme de celle qui l'a absorbée, a pris naissance dans le protoplasme même de cette dernière ; une telle conception apparaît, en certains cas, d'autant plus plausible que, fréquemment, il n'existe aucune vacuole

autour de l'amibe ingérée, son protoplasme faisant, pour ainsi dire, corps avec celui de l'amibe phagocytée (fig. 2 et 4).

Peu à peu l'élément phagocyté subit l'action des sucs digestifs du protoplasme de l'amibe phagocyte ; son noyau se détruit d'abord, puis sa chromatine diffuse et disparaît ; le noyau cesse alors d'être colorable, mais peut prendre, pendant quelque temps encore, plus ou moins l'aspect d'un appareil chromidial ; durant cette période, le protoplasme de l'amibe phagocytée a diminué de plus en plus de volume, et bientôt se trouve réduit à la forme d'une boule homogène, plus ou moins volumineuse ; en dernier lieu, cette masse homogène finit, à son tour, par être résorbée. On retrouve ainsi toute la série des stades figurés par C.-H. Martin ; toutefois le processus de formation, au lieu de s'effectuer dans la progression indiquée par cet auteur, se trouve ici renversé ; de telle sorte qu'en lisant par exemple les figures 1, 2, 3, 4 et 5 qui sont représentées dans sa planche XVII, on aura, en suivant l'ordre inverse des numéros, la traduction exacte du mode de disparition, chez *Valkampfia cruciata*, des petites amibes phagocytées par leurs aînées [1].

Nutrition et action des milieux. — *Valkampfia cruciata* se nourrit de *Saccharomyces cerevisiae* aussi bien que de *Saccharomyces vini* ; mais je n'ai pu lui faire absorber d'autres levures, ni aucun microbe. Comme les *Valkampfia* se nourrissant de bactéries vivantes, elle ne se développe pas au contact des levures tuées par la chaleur ; elle refuse même de les incorporer en son protoplasme.

Ensemencée dans du vin blanc ou rouge titrant 11 ou 12 degrés alcooliques, l'amibe ne paraît pas être en état de se multiplier, même si l'on additionne le vin d'un peu de glucose pour favoriser le développement des levures. Sur eau peptonée (5 gr. %) glucosée (3 gr. %), la culture prospère activement ; le gaz carbonique dégagé par la levure est souvent considérable et de nombreuses bulles gazeuses se forment alors à la surface du liquide ; les mêmes résultats s'obtiennent avec le moût de vin blanc ou rouge filtré et stérilisé qui a été ensemencé par la culture pure mixte ; malgré l'atmosphère riche en gaz carbonique, l'amibe continue à se multiplier activement ; elle peut donc, dans une certaine mesure, avoir une vie anaérobie [2].

Le taux d'acidité du vin ne paraît pas influencer fortement son dévelop-

1. Il est probable qu'il doit en être de même pour l'amibe de culture observée par Liston et Martin ; l'appareil chromidial qui présidait à la formation du noyau donnant naissance à la nouvelle amibe des auteurs ne serait plus, dès lors, que le vestige du noyau dégénéré de la petite amibe phagocytée.

2. Il se peut ainsi que la présence abondante des amibes dans certaines cuves puissent entraver la fermentation alcoolique et que dans ces conditions l'amibe se comporte comme un parasite dangereux pour la fermentation.

pement ; sur gélose SABOURAUD glucosée (2 gr. p. 100) additionnée de 5 gr. d'acide tartrique pour 100 cc. du mélange, la culture est encore possible.

Un séjour de vingt-quatre heures à l'étuve à 37 degrés tue l'amibe et son kyste, car l'amibe réensemencée ensuite sur milieu favorable ne végète plus ; il en est encore de même si l'on ensemence la culture amibienne portée à 37 degrés sur une jeune culture de levures bien développée et non chauffée.

INFLUENCE DU CHLORURE DE SODIUM. — En préparant des solutions renfermant 3 gr. de glucose pour 100 cc. d'eau distillée, et en les additionnant séparément d'un taux de chlorure de sodium variant de 1 à 5 gr. et plus pour 100 cc. du mélange — le tout étant stérilisé à 120 degrés durant vingt minutes — j'ai constaté que la culture poussait bien à la température du laboratoire jusqu'à 3 et 4 p. 100 de NaCl ; à partir de 5 p. 100, l'amibe ne se développe plus, la levure continuant seule à végéter.

Dans les cultures à 4 p. 100 de chlorure de sodium, les amibes ont une forme arrondie ; elles ne s'y enkystent pas. Après un séjour d'un mois dans les milieux précédents chlorurés à 3 et 4 p. 100, en repiquant la culture sur gélose glucosée de SABOURAUD non chlorurée, j'ai constaté que, bien que la culture amibienne se soit développée abondamment, l'amibe avait perdu la faculté de s'enkyster ; on ne pouvait alors déceler aucun kyste par l'examen direct, même quinze jours après l'ensemencement ; en colorant par la fuchsine de Ziehl (à chaud ou à froid) et en faisant suivre cette coloration de l'action décolorante de l'acide azotique au tiers, je n'ai pu mettre en évidence aucune formation acido-résistante ; repiquées sur le même milieu que précédemment (toujours non chloruré) et maintenues dans des tubes munis d'un bouchon de caoutchouc pour éviter la dessiccation, les cultures de l'amibe restent vivantes plus d'un mois ; on y observe des individus de diverses grandeurs comme dans les cultures cystigènes, et la multiplication des amibes s'y effectue comme chez ces dernières. En réensemençant de telles cultures acystigènes tous les vingt-cinq jours environ sur milieu de SABOURAUD glucosé non chloruré, j'ai pu conserver ces amibes acystigènes plus de six mois sans jamais observer dans les cultures la formation de kystes. Ces cultures d'amibes acystigènes moururent pendant l'hiver 1918-1919, après avoir été accidentellement exposées au froid durant quelques jours. Ma souche primitive d'amibes cystigènes ayant été détruite antérieurement par l'envahis-

sement d'un micrococcus, il ne m'a pas été possible de poursuivre plus loin mes observations.

Les cultures acystigènes d'amibes *limax* d'eau douce n'ont pas encore été signalées à ma connaissance[1]. Dans l'expérience rapportée ici, le chlorure de sodium a-t-il agi sur *Valkampfia cruciata* par l'augmentation de la pression osmotique du milieu de culture ou par l'action directe sur l'amibe de ses ions propres Cl ou Na ? Je n'ai pu le déterminer ; il semble toutefois acquis que le protoplasme primitif de l'amibe a dû subir de profondes modifications, celles-ci étant transmissibles d'une cellule à l'autre, puisque, replacées dans leur milieu primitif non chloruré (gélose SABOURAUD glucosée), les amibes chlorurées se sont montrées incapables de sécréter à nouveau leur membrane d'enveloppe kystique.

Ne pourrait-on pas interpréter les résultats obtenus par l'action du chlorure de sodium sur l'amibe comme ayant déterminé une véritable mutation, le caractère acystigène étant héréditairement acquis et transmissible de génération en génération ?

CONCLUSIONS. — Un gros caryosome présentant parfois un centriole, la répartition sur la membrane nucléaire de fines granulations de métachromatine peu sidérophile, ainsi que la division nucléaire suivant le mode de promitose permettent, en même temps que la présence de kystes uninucléés, de ranger l'amibe isolée du moût de vin blanc dans le genre *Valkampfia*[2] de CHATTON ; la structure et la composition spéciale que possède la membrane kystique (acido-résistance, rainures superficielles disposées en croix), voire même la nourriture particulière de cette amibe, constituent des caractères suffisamment tranchés pour en faire une espèce nouvelle que j'ai désignée du nom de *V. cruciata*.

Tout comme les autres *Valkampfia* cultivées au contact de bactéries diverses, *V. cruciata* ne peut se nourrir de levures mortes ou tuées préalablement par la chaleur. Cette amibe se développe bien dans une atmosphère de gaz carbonique.

Il n'a été observé ni schizogonie à l'état libre, ni division intrakystique

1. LISTON et MARTIN ont déjà indiqué que leur amibe dans une solution de chlorure de sodium à 5 p. 100 n'émettait plus que des pseudopodes très fins, en forme d'aiguilles, et que, dans ces conditions, la cellule s'arrondissait.

2. CHATTON (1913) a bien obtenu des cultures de *Valkampfia* acystigènes, mais celles-ci provenaient d'amibes d'eau de mer et de plus étaient constamment cultivées en milieux à base d'eau de mer. L'observation de CHATTON, jointe aux résultats que je viens de signaler, ne suggère-t-elle pas l'idée que l'enkystement des amibes pourrait fort bien n'être qu'une propriété acquise par les amibes primitivement marines qui se seraient adaptées à la vie en eau douce ; il semble que, s'il en était ainsi, les amibes cystigènes d'eau de mer ne devraient être que des amibes d'eau douce réadaptées à la vie marine et ayant pu conserver leur propriété cystigène acquise en eau douce.

(kyste imperméable aux colorants) ; la multiplication en culture s'effectue par la division des jeunes amibes.

Le protoplasme de l'amibe renferme souvent des granulations métachromatiques constituées probablement par la métachromatine primitivement contenue dans les levures ingérées [1].

En culture, il n'y a pas de formation de bourgeons internes ; les jeunes amibes que l'on rencontre quelquefois dans le protoplasme d'amibes plus âgées ne sont que la traduction d'une homophagie fréquente chez cette espèce, également capable de phagocyter les kystes de ses propres congénères.

En cultivant les amibes cystigènes au contact du chlorure de sodium (solution à 3 et 4 p. 100), il m'a été possible d'obtenir des races acystigènes ; le caractère acquis s'est montré transmissible pendant plusieurs générations. L'action du froid est nocive pour les amibes acystigènes obtenues expérimentalement.

Nancy, le 20 juin 1921.

AUTEURS CITÉS

1911. Alexieff (A.). — Sur la division nucléaire et l'enkystement chez quelques amibes limax. I. *Am. punctata.* (*C. R. Soc. Biologie*, T. LXX.)

1913. Garv. n. Calkins. — Genera and species of Amoeba. (*Congress on Hygiene and Dermography, held at Washington D. C.*, sept. 23-28.)

1913. Chatton (Ed.). — Culture de quelques protistes marins. Amibes cystigènes et acystigènes. (*C. R. Soc. biologie*, T. LXXV, p. 178.)

1910. Chatton (Ed.). — Essai sur le noyau et la mitose chez les Amoebiens. (*Arch. Zool. expérim. XLV.*)

1912. Chatton (Ed.) et Lalung-Bonnaire. — *Amibe limax* (*Valkampfia* n. g.) dans l'intestin humain ; son importance pour l'interprétation des Amibes de culture. (*Bull. soc. Path. exotique*, T. V., n° 2.)

1913. Gläser (H.). — Ueber Kernteilung, Encystierung und Reifung von *Amoeba mira*, n. sp. (*Arch. f. Protistenk*, T. XXVIII, p. 172, 2 tab.)

1909. Gauducheau. — Sur une culture amibienne, 3 notes. (*Bull. Soc. path. exotique*, T. II.)

1912. Glen (W.) et Martin (C.-H.). — Contributions to the study of pathogenic Amoebae from Bombay (partie I). (*Quartely journal of microscopical Science*, Vol. LVII, p. 107.)

1. Gauducheau (1909) a également signalé la présence de grains métachromatiques vis-à-vis des bleus alcalins chez des amibes cultivées en présence de bactéries.

1912. Martin (C.-H.). — Descriptions of Préparations of Amoebae from Major Liston's cultures (partieII). (*Quartely journal of microscop. Science*, p. 122, Vol. LVII.)

1909. Noc. — Recherche sur la dysenterie amoebienne en Cochinchine. (*Ann. Inst. Pasteur*, T. XXIII, p. 177-204.)

1910. Wasielewski et Hirchsfeld. — Untersuchung über Kultur-Amoeben. (*Abhandungen der Heidelberger Akademie der Wissenschaften. I Abh. Matemaisch-Naturwissenschaftliche Klasse).*

1911. Wells (R.-T.). — Aerial contamination as a fallacy in the study of amoebic infections by cultural methods. (*Parasitology* T. IV, octobre, p. 204-218 1 pl.).

1914. Williams (Anna W) et Calkins. — Cultural Amebae. A study in variation. (*Journ. of méd. Research*, T. XXIX, f. 1, p. 43.)

TABLE SPÉCIALE DES NOTES ET REVUE

1921. — Tome 60.

Articles originaux

BROLEMANN (H.-W.). — Clef dichotomique des divisions et des espèces de la famille des *Blaniulidae* (Myriap.), p. 1.

CUÉNOT (L.). — Contributions à la faune du Bassin d'Arcachon. — VIII. Pycnogonides, p. 21.

HOLLANDE (A.-Ch.). — Culture pure mixte de Levures et d'Amibes cystigènes (*Valkampfia cruciata* n. sp.) ; obtention expérimentale d'Amibes acystigènes (*avec* 9 *fig.*), p. 33.

WOODCOCK (H.-M.). — Notes ou coprozoic Flagellates (*avec* 3 *fig.*). p. 11.

Bibliographie

HANSEN (H.-J.). — Studies in Arthropoda. I, p. 19.

NUTTING (C.-C.). — Barbados-Antigua expédition, p. 19.

ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE
Tome 60, p. 1 à 45.
10 Mai 1920

ÉTUDE EXPÉRIMENTALE SUR LE FONCTIONNEMENT DU VAISSEAU DORSAL ET SUR LA CIRCULATION DU SANG CHEZ LES INSECTES

IIIe Partie

LE SPHINX CONVOLVULI

PAR

FRANCK BROCHER
Vandœuvres près Genève.

Dans un précédent travail (**1917** A), j'ai étudié le fonctionnement du vaisseau dorsal chez le *Dyticus marginalis*. J'ai reconnu que, lorsque cet insecte est au repos et dans des conditions normales, le sang circule dans son corps sous une pression négative — parce que le vaisseau dorsal a une action plutôt aspirante que propulsive (il tend continuellement à assécher l'abdomen).

J'ai découvert, en outre (**1916** A), que, chez cet insecte, il y a, dans le thorax, deux organes pulsatiles aspirateurs qui contribuent à faire circuler le sang dans cette partie du corps et dans les ailes.

J'ai constaté, dans la suite (**1917** B), que, chez les larves des Odonates, les choses se passent d'une manière semblable. Mais, en plus, j'ai observé, chez ces dernières, différents autres phénomènes qui m'ont permis de comprendre comment le sang circule dans les pattes de ces insectes. J'ai reconnu que, chez ces larves, il y a deux diaphragmes thoraciques transversaux, ayant une ouverture centrale pourvue d'un sphincter ; qu'il y a, dans le fémur, un véritable vaisseau sanguin, avec parois propres ; et que le sang circule dans les pattes, selon un mécanisme

qui se rapproche de celui qui est connu en hydraulique sous le nom de coup de bélier.

Il était alors logique de se demander si ces derniers phénomènes sont spéciaux à ces larves ou si on les observe chez d'autres Insectes.

Mais, pour pouvoir faire ces observations, il faut un concours de circonstances qui ne se trouve pas facilement.

Il faut, en effet, avoir un sujet de taille assez grande pour qu'on puisse aisément expérimenter sur lui et le disséquer.

Il faut, en outre, que le tégument soit assez transparent pour, qu'à travers ses parois, on puisse voir circuler le sang, chargé de particules d'encre de Chine.

Enfin, il faut que l'insecte soit suffisamment abondant pour qu'on puisse se le procurer facilement.

Après avoir examiné divers Insectes, j'ai trouvé que l'animal de choix pour cette étude est le Sphinx du Liseron (*Sphinx convolvuli*). Ce papillon n'est pas trop rare ; il est de grande taille et, lorsqu'on l'a débarrassé des poils qui le revêtent, son tégument, qui est assez mince, est d'une admirable transparence.

J'ai constaté, chez cet insecte, comme chez le Dytique et chez les larves des Aeschna : 1° que, dans les conditions données, le sang circule dans le corps sous une pression négative ; 2° qu'il y a aussi, chez les Sphinx, des organes aspirateurs pulsatiles thoraciques. Celui du mésothorax est de grande dimension ; il est très facile de le voir fonctionner sur l'insecte vivant et son importance physiologique est considérable. Aussi, j'ai consacré un travail spécial (**1919**) à son étude anatomique et physiologique.

En revanche, je n'ai trouvé, chez ce Lépidoptère, ni diaphragmes thoraciques transversaux, ni vaisseau sanguin fémoral et j'ai constaté que, chez lui, le sang circule dans les pattes selon un procédé qui n'a aucun rapport avec celui que j'ai reconnu chez les larves des Aeschna.

Avant d'exposer les phénomènes que j'ai observés, les expériences que j'ai faites et les conclusions que j'ai cru pouvoir en déduire, je dois préalablement consacrer un chapitre à décrire différentes particularités du système trachéen que j'ai observées chez cet insecte et dont la connaissance est absolument indispensable pour comprendre les phénomènes relatifs à la circulation du sang.

J'ajouterai encore que j'ai pu constater sur des papillons de plus

faible taille (Macroglosse, Caja, Catocala, Pyramidea) presque tous les faits que j'ai observés sur le *Sphinx convolvuli*. Mais il va sans dire, qu'étant données les petites dimensions du corps de ces Lépidoptères, les expériences et les observations sont beaucoup plus difficiles à exécuter sur eux.

Chapitre Ier

Diverses particularités du système trachéen, observées chez le « Sphinx convolvuli »

Il est difficile de comparer le système trachéen du *Sphinx convolvuli* avec celui des Insectes que j'ai étudiés précédemment : Nèpe, Hydrophile, Dytique (**1916** B, **1913**, **1914**).

Chez la Nèpe, le système trachéen est fort simple ; son plan général et la distribution des trachées sont pour ainsi dire schématiques. Chez l'Hydrophile et chez les Dytiques, la chose est déjà plus compliquée ; chez ces insectes, il y a différentes sortes de trachées (trachées tubulaires, trachées flasques) ; il y a quelques espaces aériens intermusculaires, une vaste chambre aérienne métathoracique et, chez l'Hydrophile, deux grandes vessies aériennes abdominales ; mais, malgré cela, il est possible de reconnaître un plan général de distribution.

Chez le *Sphinx convolvuli*, tout est beaucoup plus compliqué ; il semble que, chez cet insecte, le système trachéen a horreur du vide et que partout où une trachée peut pousser une expansion — sous forme de sac ou d'espace aérien — elle le fait. Le système trachéen, sous une forme ou sous une autre, s'insinue, pour ainsi dire, entre tous les organes et isole ceux-ci les uns des autres.

Si l'on examine une coupe du fémur d'un *Sphinx convolvuli*, faite selon les procédés ordinaires — c'est-à-dire après avoir déshydraté le membre et l'avoir, peut-être, inclus dans un corps quelconque — l'interprétation de ce que l'on voit paraît, à première vue, assez simple (fig. II).

On distingue, en effet, les muscles E, F, G coupés transversalement ; puis, au centre, la trachée *1* et près d'elle, le nerf *2*.

Il y a, cependant, un phénomène qui devrait attirer l'attention.

Les muscles ne se touchent pas ; en outre, ils sont comme tapissés d'une mince membrane *m* (que certains auteurs appellent l'enveloppe du

muscle). Or, si cet intervalle entre les muscles est un espace lacunaire dans lequel du sang circule, pourquoi n'y trouve-t-on ni caillots, ni globules ?

On peut supposer, il est vrai — et c'est ce que la plupart des anatomistes ont fait — que les muscles ne se touchent pas, parce qu'ils se sont rétractés par l'effet des réactifs.

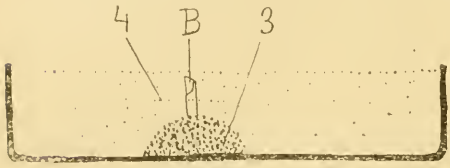


FIG. I.

Mais ce n'est pas du tout la raison.

Si, au lieu d'étudier l'anatomie du fémur, selon la méthode classique des coupes, on procède comme je vais l'indiquer, on se fera de l'anatomie de cette région une idée très différente.

Pour cela, il faut prendre le fémur d'un insecte frais, ou, ce qui est préférable encore, le fémur d'un Sphinx qui a séjourné quelques jours dans une solution de formol à *2* pour cent (mais il est indispensable qu'il n'ait pas trempé dans l'alcool).

Au moyen d'une boulette de cire molle (*3*, fig. I), on fixe ce fémur B verticalement au fond d'un petit cristallisoir, que l'on remplit ensuite d'eau. Puis, d'un coup de ciseaux, on coupe transversalement le fémur, en *4*, et l'on examine (à la loupe montée ou au microscope) le plan de section du moignon qui reste fixé dans la cire (fig. II).

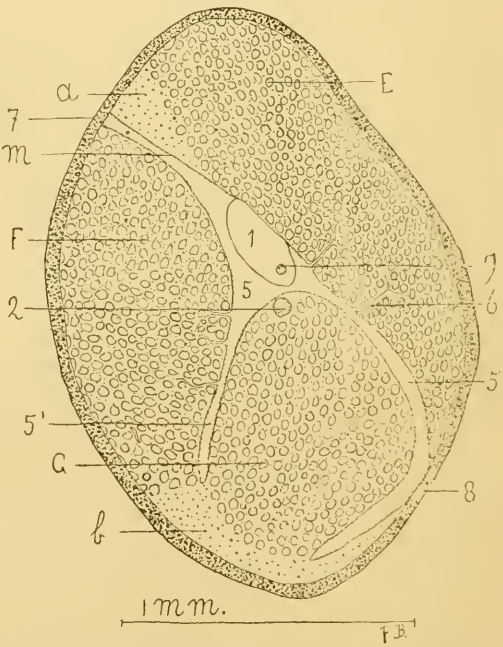


FIG. II. Section d'un fémur médian, au tiers basal. Nous n'avons représenté que quelques trachéoles *6* ; en réalité il y en a presque entre chaque fibre musculaire.

On constate alors que tous les espaces intermusculaires *5* sont occupés par un bourrelet argenté... par de l'air.

On peut enlever une partie de celui-ci, en l'aspirant avec un fin compte-gouttes ou en passant sur le plan de section un pinceau imbibé d'alcool ; cela permet de mieux distinguer les détails de la région et de disséquer

pour ainsi dire celle-ci, en déplaçant un peu les différents organes, à l'aide d'une aiguille.

On doit aussi couper plusieurs tranches successives du fémur, afin d'en étudier la disposition anatomique aux différentes régions.

Il est bon ensuite de faire une véritable dissection d'un fémur. Pour cela, on fixe le membre au fond d'un verre de montre, au moyen de deux morceaux de sparadrap ; l'on enlève le tégument chitineux de la face supérieure du fémur et l'on dissèque celui-ci sous l'eau, muscle par muscle, sous la loupe ou sous le microscope.

En étudiant le fémur par ces divers procédés — qui se complètent les uns les autres — j'ai constaté les faits suivants :

Dès son arrivée dans le membre, la trachée s'entoure d'un sac aérien (*5*, fig. II) qui s'insinue entre les muscles. La paroi *m* de ce sac adhère à ceux-ci, parce que c'est d'elle que partent les nombreuses trachéoles *6* qui pénètrent entre les fibres des muscles. En outre, la paroi de ce sac aérien — que nous appellerons, dorénavant, l'espace aérien intermusculaire *5* adhère au tégument du fémur en deux endroits [1] des faces opposées (en *7* et *8*).

Il en résulte que le fémur se trouve divisé en deux loges, séparées l'une de l'autre par un mince espace aérien intermusculaire *5*. Si nous examinons, par exemple, une section faite au tiers basal du fémur d'une patte médiane (fig. II), nous verrons que la loge antéro-supérieure contient le muscle extenseur du tibia E et la loge postéro-ventrale les deux muscles fléchisseurs du tibia F et G. Ceux-ci sont séparés l'un de l'autre par un prolongement de l'espace aérien *5'* qui, lui, n'arrive pas jusqu'au tégument. Le nerf *2* se trouve dans la loge postéro-ventrale. La trachée *1*, elle, n'est dans aucune de ces deux loges ; elle est dans l'espace aérien *5* et la lumière de la trachée communique avec cet espace par des ouvertures assez larges percées par-ci, par-là, dans la paroi de la trachée [2].

Enfin, si l'on examine la coupe avec soin — surtout si celle-ci a été faite sur le fémur d'un Sphinx dont le sang a été encrassé d'encre de Chine — on constate qu'il y a des dépôts de sang (chargés de particules noires)

1. A la face ventrale du fémur, l'endroit où l'espace aérien adhère au tégument est indiqué par un trait argenté (*7*, fig. XII).

2. Je dois indiquer, à titre de curiosité, une petite bizarrerie anatomique.

Au milieu de la trachée, dans la région médiane du membre, on observe un nerf *9*. Je n'ai pu me rendre compte ni de l'origine de celui-ci, ni de la manière dont il se termine.

Le fait paraît si anormal que, malgré que je l'aie observé plusieurs fois, j'aurais hésité à le mentionner, si, dans son travail sur le système sanguin du Dytique, OBERLÉ n'avait signalé un phénomène à peu près semblable : la présence d'un nerf au milieu de l'aorte céphalique.

en deux endroits : 1° dans la partie antérieure de la loge antéro-dorsale, vers l'endroit où la paroi de l'espace aérien inter-musculaire adhère au tégument (en *a*, fig. II) ; 2° à la partie postérieure de la loge postéro-ventrale, dans l'intervalle compris entre les deux muscles fléchisseurs du tibia F, G et le tégument (en *b*, fig. II) et aussi, quelquefois, aux environs du nerf *2*.

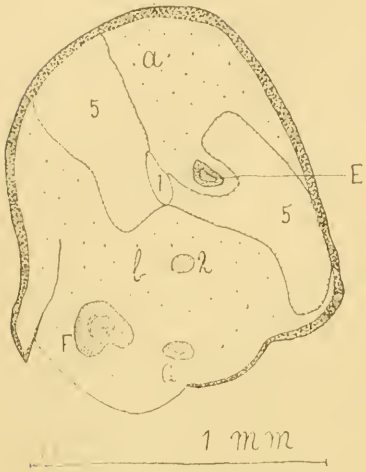


FIG. III. Section d'un fémur médian, tout près de l'articulation fémoro-tibiale.

En outre, on observe, par-ci, par-là, quelques globules sanguins isolés (ou quelques particules d'encre de Chine) soit entre les fibres des muscles, soit entre ceux-ci et la paroi *m* de l'espace aérien *5*.

Le fémur se trouve donc divisé en deux loges musculaires : l'une antéro-dorsale, l'autre postéro-ventrale ; parce que l'espace aérien est oblique par rapport au plan sagittal du membre. Mais, vers l'extrémité tibiale du fémur (fig. III), l'espace aérien *5* devient perpendiculaire à ce plan ; il en résulte qu'il y a alors une loge antérieure (face extension) et une loge postérieure (face flexion). Dans la première (*a*, fig. III), se trouve le tendon du muscle extenseur du tibia E et du sang *a* ; dans la seconde, se trouvent les tendons des deux muscles fléchisseurs du tibia F, G, le nerf *2* et du sang *b*. La trachée *1* est peu nette ; elle tend à se confondre avec l'espace aérien *5* qui l'entoure.

Une coupe, au tiers distal, du tibia d'une patte médiane montre une disposition anatomique d'une grande simplicité (fig. IV).

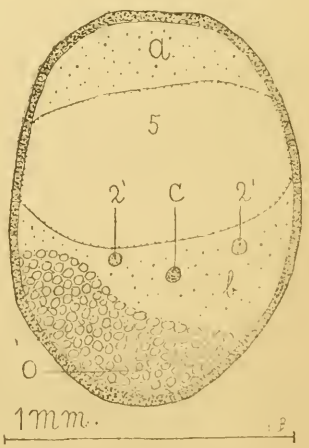


FIG. IV. Section d'un tibia médian, au tiers distal.

Le tibia se trouve divisé en trois loges.

Celle du milieu *5* est constituée par l'espace aérien (qui, dans ce cas, comme nous l'expliquerons plus loin, devrait porter le nom de chambre aérienne) dont les parois sont accolées au tégument de chaque côté du tibia. Il en résulte que la loge antérieure *a* (face extension) est complètement séparée de la loge postérieure *b* (face

flexion). Ces deux loges contiennent du sang ; en outre, dans la loge postérieure, il y a deux nerfs *2'* qui sont le prolongement du nerf fémoral *2*.

Quant à la trachée, on ne la voit plus ; au lieu de s'entourer d'un espace aérien, comme c'est le cas dans le fémur, elle s'est transformée tout entière en espace aérien.

Il ne m'est pas possible de décrire, ici, d'une façon plus complète l'anatomie du fémur et celle du tibia — qui varie un peu selon les pattes et selon les différentes régions de celles-ci (par suite de la présence des muscles).

J'ai simplement voulu indiquer, plus ou moins schématiquement, que, par suite de l'organisation spéciale du système trachéen, le sang qui circule dans le membre est contenu dans deux loges distinctes ; nous verrons, dans la suite, que le courant centrifuge occupe une de ces loges et le courant centripète l'autre.

Cependant, je donne encore une figure (fig. v) qui représente une coupe de la région médiane du tibia d'une des pattes postérieures ; parce qu'elle montre deux dispositions anatomiques intéressantes. On y voit l'espace aérien *5* se prolonger sous les nerfs *2'* et le tendon C. Ce prolongement, un peu plus loin, arrive à faire le tour complet de ces organes et à rejoindre, de l'autre côté, l'espace aérien auquel il se soude.

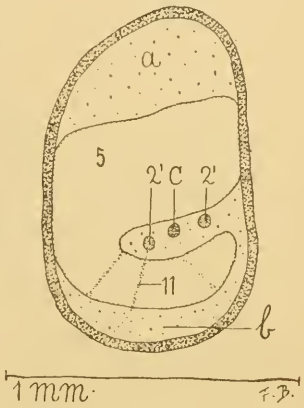


FIG. V. Section d'un tibia postérieur, au tiers médian.

Les nerfs et le tendon se trouvent alors contenus dans une sorte de gaîne formée par les parois du sac aérien.

Sur cette même figure, j'ai représenté quelques trachées inversées[1], dont l'une *11* contient un nerf, qui va du nerf tibial *2'* au tégument, en traversant (entouré de cette trachée inversée) l'espace aérien.

Cette organisation complexe de trachée et d'espaces aériens n'est pas spéciale aux membres ; on observe dans d'autres régions du corps, par exemple dans la tête et entre les muscles du thorax, une disposition à peu près semblable ; nous y reviendrons plus loin.

J'ai constaté, chez l'Hydrophile d'abord (**1913**), chez le Dytique ensuite (**1914**), que la région antérieure du métathorax est occupée par

explication de ce terme sera donnée un peu plus loin.

une vaste chambre aérienne qui partage, pour ainsi dire, le thorax en deux moitiés : l'une antérieure, l'autre postérieure ; cette cavité communique directement avec l'extérieur par les stigmates mésothoraciques sous-épiméricns.

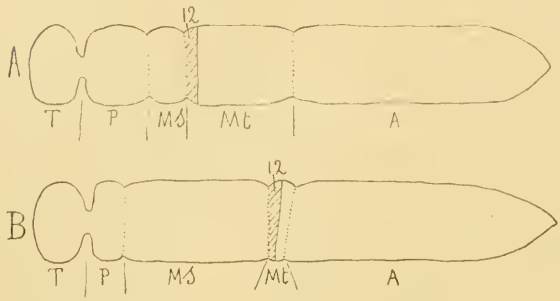


Fig. VI.

J'ai retrouvé, chez le *Sphinx convolvuli*, une disposition semblable (*12*, fig. XVI).

Seulement, chez l'Hydrophile et chez les Dytiques, le mésothorax M*s* étant fort peu développé et le métathorax M*t* l'étant, au contraire, beaucoup, cette chambre aérienne se trouve située à peu près au milieu du thorax (fig. VI, A).

Chez le *Sphinx convolvuli*, le mésothorax est bien développé, tandis que le métathorax est à peu près atrophié ; il en résulte (fig. VI, B) que cette chambre aérienne métathoracique *12*, au lieu d'être à peu près au milieu du thorax, occupe la place du métathorax et elle paraît être placée entre le thorax et l'abdomen (voir *12*, fig. XVI), ainsi que le schéma B, fig. VI).

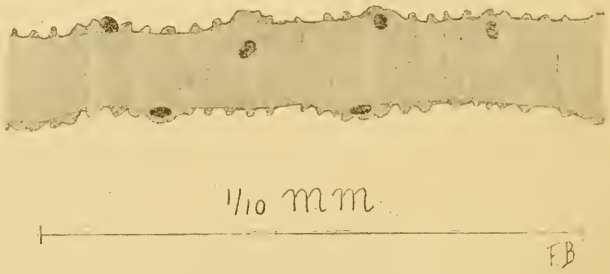


Fig. VII. D'après une préparation microscopique. Trachée inversée, dans un des sacs aériens de la tête.

En outre, par le fait de cette position, elle communique avec l'extérieur, non seulement par les stigmates mésothoraciques, mais aussi par ceux du premier segment abdominal.

On observe, dans cette chambre aérienne métathoracique *12*, une bizarre conformation anatomique qui, à ma connaissance, n'a, jusqu'à présent, été signalée que par Janet (1911), chez la fourmi.

Entre la paroi antérieure et la paroi postérieure de cette chambre aérienne, on constate la présence d'une quantité de petites colonnettes creuses, tendues d'une des parois à l'autre. Or, si l'on examine la constitution de ces colonnettes, on constate qu'elles sont formées des mêmes

éléments histologiques que les trachées ; mais ils sont disposés en sens inverse (fig. VII et VIII).

L'épithélium de grandes cellules plates qui constitue la membrane

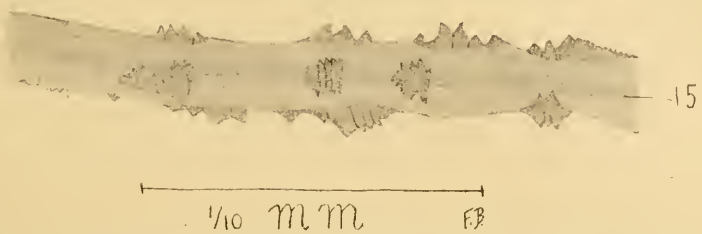


FIG. VIII. D'après une préparation microscopique. Trachée inversée, dans la chambre aérienne métathoracique. Cette trachée inversée entoure un nerf *15*. Les anneaux chitineux sont transformés en mamelons isolés.

externe de la trachée est ici à l'intérieur ; tandis que la couche d'épaississement chitineux qui forme le fil spiral à l'intérieur de la trachée se trouve ici à l'extérieur. D'où le nom de *trachées inversées*, que JANET a donné à ces formations.

Les sacs aériens (*5*, fig. IX A) n'étant pour ainsi dire que des trachées *13*

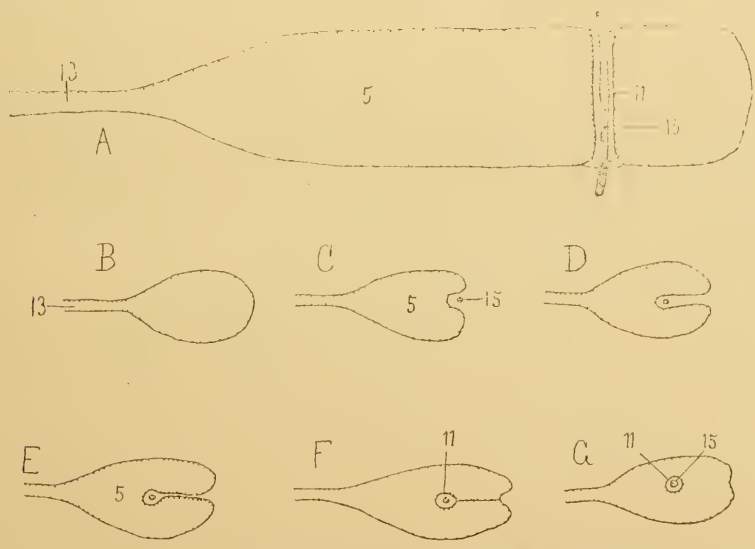


FIG. IX. Schéma montrant la formation d'une trachée inversée.

distendues et transformées, leurs parois sont constituées par les mêmes couches histologiques — plus ou moins modifiées — que celles des trachées. On y retrouve, comme chez ces dernières, une membrane externe formée de grandes cellules aplaties et une couche interne, presque atrophiée,

où le fil chitineux n'est plus représenté que par de petites crêtes interrompues (Voir le schéma, fig. x, et les figures données par Mac Leod.)

Admettons maintenant que, lorsqu'il se constitue, par distension de ses parois (fig. ix), le sac aérien *5* rencontre un nerf *15*. Les parois du sac s'appliquent contre celui-ci et, peu à peu, l'entourent (fig. ix B, C, D) ; puis, l'ayant dépassé, et le sac continuant à se développer, elles s'accollent l'une à l'autre (fig. ix E, F). Le sac aérien continuant à s'étendre, la cloison formée par les deux membranes accolées s'atrophie et disparaît (fig. ix G) ; mais ce qui entoure le nerf persiste.

On a alors un sac aérien *5*, traversé de part en part par un nerf *15* (fig. ix A et G), qui se trouve logé dans un tube *11* dont les parois ont la même structure que celles des parois du sac aérien, mais dont les couches sont inversées. Celle qui est à l'intérieur du tube, correspondant à la couche externe du sac, est constituée par des cellules pavimenteuses ; tandis que la couche externe est pourvue de crêtes chitineuses irrégulières.

Or, phénomène bizarre, ces formations chitineuses prennent, souvent, un grand développement et la paroi de ces trachées inversées paraît, parfois, comme hérissée de rugosités (fig. viii).

Ces formations que, comme Janet, j'appelerai des trachées inversées, ont des dimensions extrêmement variables ; elles peuvent être très étroites filiformes, ou, au contraire, elles peuvent avoir un diamètre assez large. Elles sont toujours à l'intérieur d'un sac ou d'un espace aérien ; elles sont donc entourées d'air de tous côtés. En revanche, leur lumen communique avec la cavité du corps ; il s'y trouve souvent un filet nerveux (*15*, fig. viii ; *11*, fig. v) et, quelquefois, du sang.

On observe ces trachées inversées dans différentes régions du corps ; je signalerai entre autres : la chambre aérienne métathoracique (*12*, fig. xvi), la chambre aérienne sous-mésotergale (en *16*, fig. xi) et aussi les espaces aériens du fémur et surtout ceux du tibia des pattes postérieures (*5*, fig. v).

Dans ce chapitre, j'ai été amené à employer différents termes qu'on ne trouve pas dans les livres ; aussi, pour faciliter leur compréhension, je vais brièvement les expliquer et compléter mon explication par quelques figures schématiques.

Trachée proprement dite ou *tubulaire* (A, fig. x). — C'est la trachée classique. Un tube qui reste toujours béant B parce que sa paroi interne

est rendue rigide par un épaississement chitineux ; la paroi externe est constituée par un épithélium pavimenteux.

Trachée flasque. — C'est une trachée dont le fil chitineux tend à s'atrophier C ; ce dernier a tellement perdu sa rigidité que les parois de la trachée s'affaissent, lorsque celle-ci ne contient pas d'air (D, fig. x).

Entre ces deux types, il y a des formes intermédiaires.

Trachée inversée. — A été décrite plus haut.

Vésicule aérienne. — Petite dilatation trachéenne communiquant avec la trachée par un pédoncule. Elle peut être gonflée d'air ou, au contraire, être complètement aplatie. Ses parois n'adhèrent pas aux organes voisins et elles ne fournissent que peu ou pas de trachéoles.

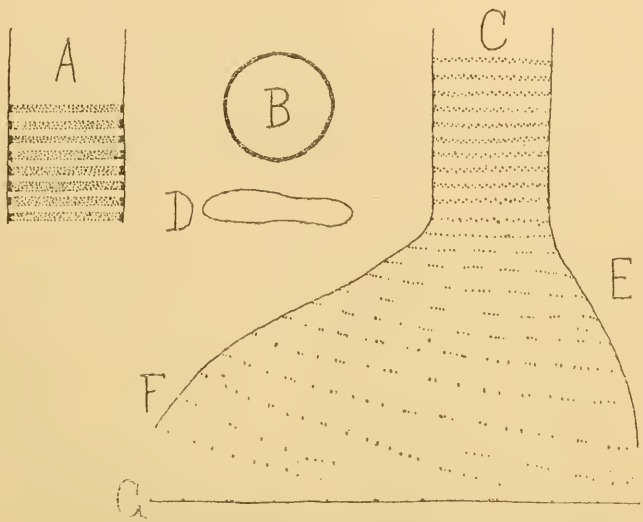


Fig. x. Schéma. Trachée tubulaire : A, en coupe longitudinale ; B, en coupe transversale. — Trachée flasque : C, en coupe longitudinale : les anneaux chitineux sont plus espacés, moins épais et moins rigides ; aussi, quand elle ne contient pas d'air, la trachée s'aplatit D. — En E, transformation progressive de la trachée en un sac aérien : les anneaux chitineux s'espacent et, en outre, ils présentent des solutions de continuité. En F, ces solutions de continuité sont devenues si nombreuses que les anneaux ne sont plus représentés que par de courtes crêtes ou même par de petits mamelons isolés. — En G, coupe transversale de la paroi d'un sac aérien : une très mince membrane sur laquelle on aperçoit, par-ci par-là, une petite crête chitineuse.

Vessies aériennes. — Mêmes caractères que pour la vésicule, sauf que les dimensions sont beaucoup plus grandes.

Entre ces deux types, il y a des formes intermédiaires.

Espace aérien. — C'est une vessie aérienne qui n'est pas libre ; ses parois adhèrent intimement aux organes (muscles, glandes, ganglions, etc.) voisins ; parce qu'elles fournissent une quantité de trachéoles qui pénètrent dans ces organes. Par le fait de leur situation — entre deux muscles ou enveloppant un organe — ils sont en général aplatis et, souvent, leur cavité peut, par moments, n'être que virtuelle. (Voir fig. II 5 ; fig. XVIII *29* ; fig. XX *29*, et fig. XIX).

Chambre aérienne. — Mêmes caractères que ci-dessus, sauf que, par

le fait de leur situation, leurs parois ne peuvent jamais s'appliquer complètement l'une contre l'autre. La chambre aérienne est toujours béante. C'est surtout dans les chambres aériennes qu'on observe les trachées inversées.

Sac aérien est un terme vague, qui se rapporte indifféremment à ces trois dernières formations.

Chapitre II

Expériences relatives au fonctionnement du vaisseau dorsal et à la circulation du sang dans les pattes et dans l'abdomen. — Fonction de la Chorde de Leydig.

Expérience I. — Après avoir anesthésié (avec de l'éther) un *Sphinx convolvuli*, on enlève les poils qui revêtent la face dorsale et la face ventrale de l'abdomen et du thorax ainsi que ceux qui garnissent les fémurs et les tibias. Au moyen de deux bandes de papier, qui maintiennent les ailes, on fixe l'insecte sur un cadre de liège — la face dorsale étant tournée en haut — et l'on dispose le tout sous la loupe montée.

D'un coup de ciseaux, on fait alors une incision (*17*, fig. XI) au bord postérieur du deuxième segment abdominal, à mi-distance entre le vaisseau dorsal *v* et le bord latéral de l'abdomen. Pour que la plaie reste un peu béante, il est bon d'enlever un petit morceau *17* du tégument.

On dépose ensuite sur la plaie une goutte d'encre de Chine, diluée dans la solution physiologique de chlorure de sodium.

Presque immédiatement, on voit le liquide noir pénétrer dans le corps et se diriger (*18*) vers le vaisseau dorsal *v*, dans lequel il est aspiré, à chaque diastole, pour ensuite être propulsé en avant, à chaque systole.

Si l'on ne dépose sur la plaie qu'une seule goutte de liquide noir, celui-ci disparaît dans le corps, en quelques secondes, et le phénomène décrit ci-dessus est momentané. Mais si, au fur et à mesure que le liquide noir est absorbé, on en remet une nouvelle goutte, on peut ainsi faire pénétrer dans le corps de l'insecte une assez grande quantité d'encre. Dans ce cas, voici ce que l'on observe :

Au bout d'un certain temps, on voit tout le réseau des espaces intermusculaires sous-mésotergaux *c*, *d*, *e*, *f*, *g*, se remplir de liquide noir, en commençant par la région antérieure ; le liquide noir finit par arriver à l'organe pulsatile mésotergal *p*, qu'il encrasse complètement.

Expérience II. — Cette expérience est semblable à la précédente ; seulement, à la place d'examiner la face dorsale du Sphinx, on observe la face ventrale (fig. XII).

Pour faire pénétrer la solution d'encre dans le corps, on dispose celui-

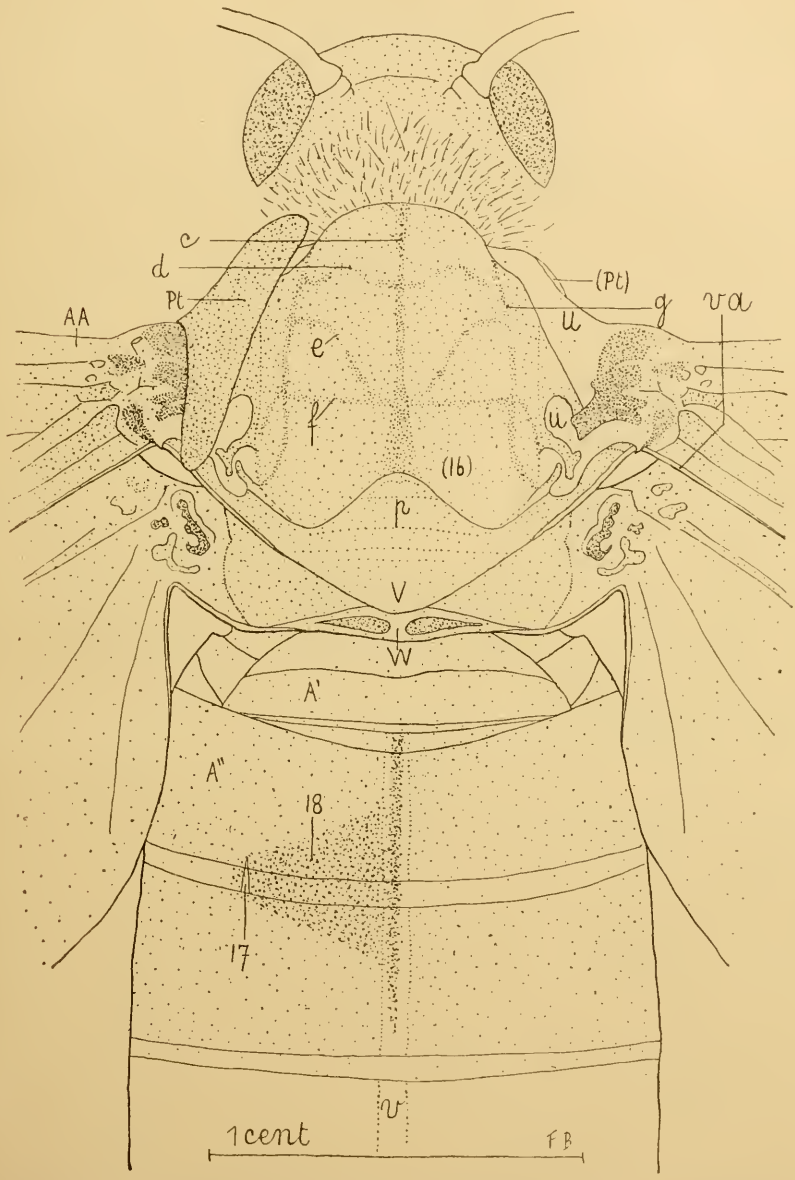


Fig. XI. Face dorsale d'un *Sphinx convolvuli*, auquel on a enlevé les poils et les écailles. — A droite, on a enlevé, en outre, le ptérygote *Pt*. (*Pt*) = endroit où il s'insère.

ci de façon que la face dorsale repose sur une lame de verre, sur laquelle on met une goutte de la solution salée d'encre, et l'on s'arrange de manière que la plaie (*17*, fig. XI) faite au tégument dorsal, y

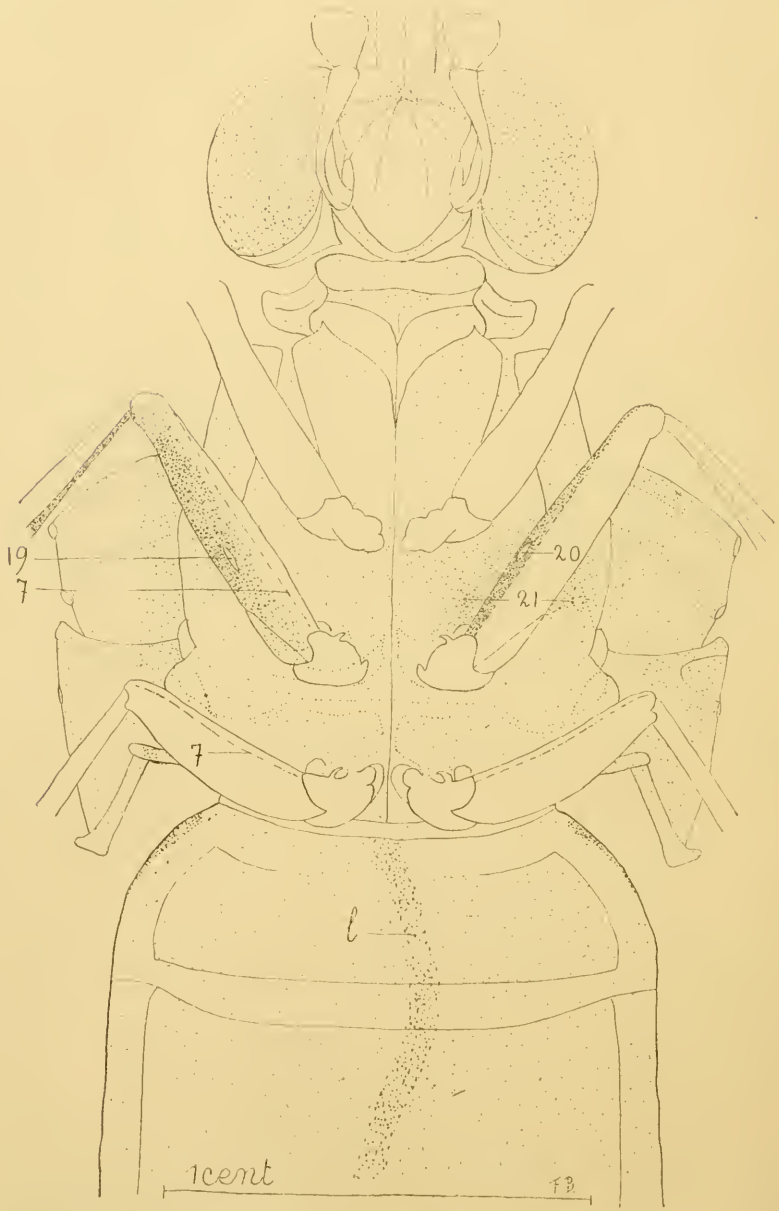


FIG. XII. Face ventrale d'un *Sphinx convolvuli*, auquel on a enlevé les poils et les écailles. En *l*, Chorde de Leydig pulsant.

trempe continuellement ; on rajoute du liquide quand cela est nécessaire.

Les choses étant ainsi disposées — et avant qu'on fasse baigner la plaie dans la solution salée d'encre — examinons l'insecte (fig. XII).

La première chose qui attire le regard c'est un organe *l* qui pulse avec énergie sur la ligne médiane et qu'on aperçoit surtout aux premiers segments de l'abdomen.

Ces pulsations n'ont aucune ressemblance, ni avec celles du vaisseau dorsal, ni avec celles des organes pulsatiles thoraciques.

Ce que l'on voit se rapproche plus des mouvements ondulatoires d'une corde qui repose sur terre et qu'on met en mouvement en en secouant l'extrémité qu'à de véritables pulsations ; c'est un mouvement de godille, une oscillation ondulatoire de droite à gauche.

Ceci étant constaté, déposons sur la lame de verre une goutte de la solution salée d'encre de façon que la plaie y trempe.

Assez rapidement — souvent en moins d'une minute — on voit le liquide noir apparaître à la base de l'abdomen et s'avancer, d'avant en arrière, sur la ligne médiane ventrale, en étant brassé et remué par les mouvements de l'organe en question.

Si l'on rajoute de la solution salée d'encre, au fur et à mesure qu'elle est absorbée, on peut faire durer cette expérience près d'une heure. Et, pendant tout ce temps, l'organe continue à onduler et à faire avancer le sang dans l'abdomen, d'avant en arrière. Peu à peu, le corps entier du Sphinx prend une teinte grise ou noirâtre parce que les particules d'encre de Chine finissent par se répandre partout.

Si l'on concentre son attention sur les fémurs, surtout sur ceux des pattes médianes et des pattes postérieures, on voit, parfois, à un moment donné, la région postérieure du fémur se colorer lentement en gris. Cette teinte grise apparaît d'abord sous la peau molle qui unit le coxa au trochanter ; elle traverse obliquement celui-ci[1], entre dans le fémur et s'étend lentement jusqu'à l'extrémité tibiale.

Lorsque l'expérience réussit tout à fait bien, on voit, au bout d'un certain temps, cette coloration grise apparaître au bord antérieur du fémur et progresser en sens inverse, c'est-à-dire de l'extrémité tibiale vers le trochanter.

1. Suivant la ligne pointillée, indiquée au trochanter du membre médian, sur la gauche de la figure XII.

Puis, parfois, dans les cas tout à fait favorables, elle continue à s'étendre sous le tégument coxal, sur les côtés du thorax.

J'ai observé ces faits plusieurs fois, soit sur le *Sphinx convolvuli*, soit sur le Macroglosse.

Ce phénomène survient toujours tardivement ; quelquefois, seulement au bout d'une heure ; en outre, il ne frappe pas par sa netteté. Aussi, cela serait un peu téméraire de ne se baser que sur lui pour établir une théorie de la circulation du sang dans les pattes.

Il existe heureusement un procédé qui permet de rendre ce phénomène si net et si apparent qu'aucun doute ne peut subsister ; c'est ce que nous allons exposer dans l'expérience suivante.

Expérience III. — Un Sphinx étant anesthésié et dépouillé de ses poils, on découpe (fig. XII) une boutonnière *19* dans le tégument de la face postéro-ventrale du fémur, en arrière de la ligne argentée *7*[1] et l'on dépose sur la plaie une goutte de la solution salée d'encre.

Celle-ci pénètre dans le fémur et toute la région comprise entre le trait argenté *7* et le bord postérieur du fémur se colore en noir ; en outre, l'encre gagne le tibia et colore vivement le bord de flexion de celui-ci (fig. XII) ; puis elle continue à s'étendre jusqu'à l'extrémité des tarses, toujours le long du bord de flexion. Dans les cas favorables, on voit, parfois, comme dans l'expérience précédente, une teinte grise apparaître au bord d'extension des tarses, puis à celui du tibia et du fémur et s'étendre jusqu'au trochanter.

Expérience IV. — Cette expérience est semblable à la précédente ; seulement, au lieu de blesser le fémur en arrière de la ligne argentée *7*, on le blesse en avant de cette ligne, soit sur son bord antérieur (en *20*, fig. XII).

Lorsqu'on dépose l'encre sur la plaie, elle se répand sous le tégument du bord antérieur et s'étend vers le trochanter ; très souvent, elle continue à se répandre sous le tégument des coxa *21* et sur les parties latérales du mésothorax, en suivant, surtout, les intervalles intermusculaires ; elle arrive, parfois, jusqu'à l'organe pulsatile mésotergal (*p*, fig. XI). Jamais elle ne se dirige du côté du tibia.

Ces deux expériences montrent donc clairement que le courant sanguin qui parcourt le fémur (et, d'une manière générale, le membre entier)

1. Nous savons que cette ligne correspond à l'insertion au tégument de l'espace aérien intermusculaire *5* Voir fig. II.)

a une direction : centrifuge, dans la loge postérieure ; et centripète, dans la loge antérieure.

Avant de passer à de nouvelles expériences, je dois donner quelques renseignements sur l'organe *l* que l'on voit onduler sur la ligne médiane de la face ventrale de l'abdomen.

Cet organe est connu ; il porte le nom de *Chorde de Leydig* ; mais il n'a guère été étudié qu'au point de vue anatomique. A ma connaissance, aucun naturaliste ne l'a vu en action ou, tout au moins, aucun n'en a décrit le fonctionnement. Les traités d'entomologie, en général, ne le signalent même pas.

Treviranus, en 1831, puis ensuite Newport (en 1834 et surtout en 1839) constatèrent qu'un cordon (*l*, fig. XVI), pourvu de muscles aliformes *k* semblables à ceux du vaisseau dorsal, est accolé à la chaîne nerveuse abdominale des Lépidoptères ; ils en conclurent que ce devait être un vaisseau sanguin. Les Lépidoptères, selon eux, auraient donc deux vaisseaux sanguins : un dorsal et un ventral.

Mais, en 1847, Leukart déclare qu'il n'y a là aucun vaisseau sanguin ; d'autre part, il avoue ignorer complètement quelle peut bien être la fonction de cette bizarre organisation.

En 1859, Gegenbaur admet de nouveau la présence d'un vaisseau sanguin ventral.

Leydig, en 1862, reconnaît qu'il s'agit là d'un diaphragme ventral, pourvu de muscles aliformes, et adhérant à la chaîne nerveuse ; mais il n'y constate aucun vaisseau sanguin. Leydig en conclut que ce diaphragme est destiné à protéger la chaîne nerveuse contre les mouvements des viscères. Cette explication fut admise et, depuis lors, l'organe porta le nom de Chorde de Leydig.

En 1876, Graber confirme les données de Leydig ; il reconnaît qu'il n'y a aucun vaisseau ventral, qu'il s'agit simplement d'un diaphragme transversal, pourvu de muscles aliformes et adhérant à la chaîne nerveuse. Mais, constatant l'analogie qu'il y a entre cette formation et celle du diaphragme transversal dorsal (qui est aussi pourvu de muscles aliformes et qui adhère au vaisseau dorsal), il en conclut qu'il doit y avoir analogie de fonction entre ces deux organisations. Il admet donc que le diaphragme ventral (Chorde de Leydig) se meut rythmiquement de haut en bas et que, par ce fait, il agit comme un aspirateur et contribue à faire circuler le sang.

Graber dit avoir constaté « de visu » que cet organe fonctionne de cette manière, chez les Libellules et chez les Orthoptères... mais il ne l'a pas étudié, chez les Lépidoptères.

En **1876**, Burger publia sur le « prétendu vaisseau ventral » des Lépidoptères, un travail que je n'ai, malheureusement, pas pu me procurer.

En **1881**, Cattie étudia la Chorde de Leydig au point de vue purement anatomique ; il constate qu'elle n'existe pas chez la chenille.

Enfin, en **1884**, Nusbaum décrivit le développement et la morphologie de cet organe. Il constate qu'il est composé d'un cordon, de nature plus ou moins gélatineuse, dans lequel est logée la chaîne nerveuse. Ce cordon adhère à un diaphragme transversal, pourvu de muscles aliformes. Suivant lui, on doit considérer cette organisation comme étant une sorte de mésosquelette destiné à protéger la chaîne nerveuse.

Il résulte de tout cela :

1° Qu'actuellement, les naturalistes n'admettent pas l'existence d'un vaisseau ventral, chez les Lépidoptères.

2° Graber, seul, pense que ce diaphragme doit avoir une fonction pour la circulation du sang ; mais il ne l'a pas vu fonctionner (chez les Lépidoptères) et il ne fait, à ce sujet, que des suppositions.

3° Actuellement, l'idée la plus généralement acceptée est que ce diaphragme est un organe de protection pour la chaîne nerveuse.

Nous allons maintenant exposer ce que l'on peut observer chez le Sphinx vivant, et faire quelques expériences pour étudier le fonctionnement de cet organe.

Expérience V. — Un Sphinx étant disposé comme pour l'expérience II, on perce un trou, au tégument d'un des premiers segments de l'abdomen, un peu à côté de l'organe de Leydig, et l'on met sur la plaie une goutte de la solution salée d'encre de Chine.

L'encre pénètre dans le corps ; elle subit l'action des mouvements de godille de l'organe de Leydig et elle s'étend lentement le long de celui-ci, d'avant en arrière, tout en projettant de temps en temps dans les régions latérales de l'abdomen quelques bouffées de liquide gris.

Expérience VI. — Un Sphinx étant anesthésié, on le fixe au fond d'un petit cristallisoir ; on fend le tégument de la face dorsale de l'abdomen et l'on ouvre celui-ci dans toute sa longueur. On enlève tous les

organes qu'il contient (système digestif, trachées, graisse, etc.) de façon à mettre à découvert la Chorde de Leydig, qui continue à se mouvoir. Ensuite, on dépose, à la région antérieure de celle-ci, entre les muscles aliformes *k*, une minuscule goutte de la solution salée d'encre de Chine.

Cette expérience est donc à peu près semblable à celle que nous avons faite sur le vaisseau dorsal du *Dyticus marginalis* (**1917** A) ; mais, dans le cas actuel, il ne s'agit plus du vaisseau dorsal, mais bien de la Chorde de Leydig.

Le liquide noir s'engage, peu à peu, sous la Chorde de Leydig et suit celle-ci, en progressant *d'avant en arrière*, avec assez de lenteur et avec des alternances de va-et-vient. On ne peut pas comparer ce phénomène à celui que l'on observe sur le vaisseau dorsal où l'aspiration du liquide se fait rapidement et où sa propulsion *en avant* est très énergique.

Il arrive même, parfois, qu'au premier moment, l'encre pénètre d'arrière en avant dans le thorax ; mais elle ne tarde pas à en ressortir et elle suit alors lentement la Chorde de Leydig, en allant d'avant en arrière.

Ce résultat m'a amené à penser que les mouvements de cet organe n'ont, probablement, qu'une minime action aspiratrice et qu'ils ont, surtout, une action directrice.

Le sang qui vient du thorax, en suivant le système nerveux, se déverse dans l'abdomen parce que celui-ci tend à être continuellement asséché par suite de l'action aspirante du vaisseau dorsal. Mais, pour que le sang ne se dirige pas d'emblée vers les premiers ostioles du vaisseau dorsal, il est conduit en arrière par les ondulations de la Chorde de Leydig, qui le brasse et le répartit dans tout l'abdomen.

Cet organe sert donc, effectivement, comme Graber l'a pensé, à faciliter la circulation du sang. Mais, d'après ce que j'ai observé, il sert plus à *diriger* le cours du sang qu'à *propulser* (ou aspirer) celui-ci ; en outre, il ne se meut pas de haut en bas, mais, alternativement, de droite à gauche.

La Chorde de Leydig n'est pas en activité d'une façon continue. Lorsque le Sphinx est en somnolence, elle reste immobile ; elle se meut d'autant plus énergiquement que l'insecte est excité.

Au lieu de servir d'organe de protection pour la chaîne nerveuse, comme on l'admet, elle fait, au contraire, exécuter à cette dernière des mouvements désordonnés.

Chapitre III

Expériences relatives à la circulation du sang dans la tête et dans les antennes. — Les vésicules, signalées par différents auteurs, à la base des antennes et dans la tête, sont-elles réellement pulsatiles ? Quelle est leur fonction probable.

Expérience VII. — Lorsqu'on garde, pendant quelque temps, un Sphinx en captivité, on constate que, le jour, il reste immobile — en état de somnolence — et que, la nuit seulement, il s'agite.

Si, lorsqu'un Sphinx est en état de somnolence, on lui ampute brusquement une antenne, au tiers basal, l'insecte, le plus souvent, se contente de sursauter, mais il reste en état de somnolence.

Il ne se produit pas d'hémorragie par la plaie du moignon et, si l'on dépose sur celle-ci une goutte de solution salée d'encre de Chine, ce liquide pénètre lentement dans l'antenne. On peut déposer une deuxième goutte, une troisième, quelquefois une quatrième et toutes pénètrent dans l'antenne. Mais, souvent alors, le Sphinx sent qu'il se passe quelque chose d'anormal, il devient inquiet et commence à bouger.

Si on le laisse tranquille, en général, il retombe en état de somnolence ; si, au contraire, on continue à déposer du liquide sur la plaie du moignon, le Sphinx se réveille tout à fait et cherche à fuir. Dans ce cas, le liquide ne pénètre plus dans le moignon de l'antenne et même, quelquefois, il se produit une hémorragie par celui-ci.

Si l'on s'est contenté de faire absorber par la plaie une ou deux gouttes de la solution salée d'encre, sans que le Sphinx soit sorti de son état de somnolence et que, le lendemain, on le tue et qu'on le dissèque, on constate la présence de dépôts noirs dans la tête, le cou, et jusque dans les espaces intermusculaires du mésothorax, du côté où l'antenne a été opérée. Il faut donc admettre que, chez les Sphinx en état de somnolence, le sang est, dans l'antenne, sous une pression négative ; il tend à être aspiré à l'intérieur du corps.

Nous avons déjà, à plusieurs reprises signalé ce fait ; mais c'était toujours chez des insectes anesthésiés. Or, dans cette expérience-ci, le Sphinx n'est pas anesthésié ; il se trouve dans un état d'assoupissement, c'est vrai ; mais d'assoupissement tout à fait normal et physiologique.

Expérience VIII. — Un Sphinx étant arrangé comme nous l'avons décrit pour l'expérience I, on enlève le tégument de la partie supérieure

de la tête et l'on pousse en avant (ou l'on coupe) les muscles dilatateurs du pharynx (D, fig. XIII) qui s'y insèrent ; l'on met ainsi à découvert le ganglion sus-œsophagien *22*.

Si l'opération a été proprement exécutée, on aperçoit, en avant du ganglion, l'extrémité dilatée *i* de l'aorte *h*, qui pulse. Ces pulsations ne résultent pas de contractions de cet organe ; ce sont les pulsations du vaisseau dorsal qui sont transmises à l'aorte par le sang qui y est propulsé.

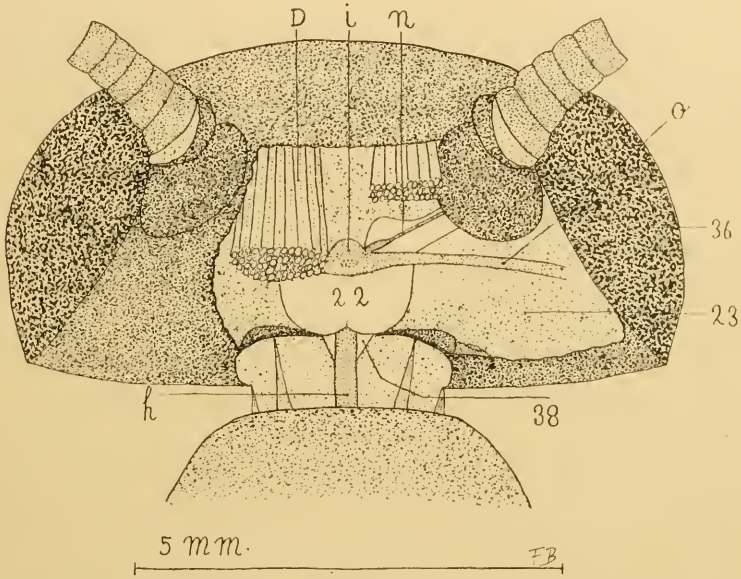


FIG. XIII. Face dorsale de la tête d'un *Sphinx convolvuli*, auquel on a enlevé les poils, les écailles et une partie du tégument, de façon à découvrir le ganglion sus-œsophagien *22*, la dilatation de l'aorte *i* et les deux artères *n* et *o* qui en partent. Le muscle D s'insère contre le tégument enlevé ; à droite, ce muscle est en partie coupé. — Je n'ai pas représenté les sacs aériens ; il aurait fallu en mettre partout ! Ils enveloppent tous les organes. L'aorte *h* passe sous le ganglion *22* et se relève contre sa face antérieure.

Ceci étant constaté, faisons absorber une goutte de solution salée d'encre de Chine, par le vaisseau dorsal — comme cela a été décrit à l'expérience I — et observons ce qui se passe dans la tête.

A peine l'encre a-t-elle pénétré dans le vaisseau dorsal qu'on la voit arriver à la tête. Brusquement, l'extrémité dilatée de l'aorte *i* se remplit de liquide noir et celui-ci, en outre, injecte deux vaisseaux qui en partent : l'un *n*, le plus mince, pénètre dans l'antenne ; l'autre *o*, d'un diamètre supérieur au précédent et placé un peu en arrière de lui, se dirige vers la face postérieure de l'œil.

Il ne s'écoule rien en avant de l'aorte ; tout le sang passe par ces deux vaisseaux, principalement par le second.

Quand on fait absorber au Sphinx une certaine quantité d'encre, ces vaisseaux restent plus ou moins encrassés ; on peut alors les disséquer et les isoler des tissus voisins. Lorsque, de cette manière, on a appris à les connaître, il est facile de les retrouver sur des sujets normaux (non injectés) et d'en étudier la structure et la conformation.

Ces vaisseaux présentent plusieurs particularités :

1° D'abord ils sont entourés d'une membrane très mince, dont on a beaucoup de peine à les détacher. Cette membrane recouvre aussi les ganglions nerveux ; c'est la paroi de divers sacs aériens qui s'insinuent entre tous les organes contenus dans la tête et qui enveloppent ceux-ci comme le péritoine le fait pour les organes contenus dans l'abdomen des mammifères.

2° Le vaisseau antennaire *n*, à l'endroit où il se détache de l'aorte *i*, présente une dilatation fusiforme. Cette dilatation est peu apparente chez le Sphinx du Liseron ; en revanche, elle est bien distincte chez le Macroglosse — insecte, chez lequel Selvatico l'a découverte, l'a décrite et l'a figurée. Nous y reviendrons dans la suite.

3° Quant au vaisseau *o* qui se dirige vers l'œil, je ne suis jamais arrivé à constater avec certitude la manière dont il se termine. Mais voici ce que je crois avoir compris : le vaisseau finit en s'évasant contre la paroi postérieure de l'œil *36* et déverse le sang dans l'interstice compris entre cet organe et la paroi d'un sac aérien qui occupe l'espace *23*, situé derrière l'œil.

Expérience IX. — Pour cette expérience, il est préférable de prendre le *Pyramidea*, parce que les antennes de ce papillon sont filiformes et assez transparentes. On peut aussi utiliser le Macroglosse ; mais les antennes de cet insecte étant assez épaisses, les résultats sont plus difficiles à constater.

On anesthésie un *Pyramidea* et on lui dénude la région antérieure de la face dorsale du thorax et de l'abdomen ; puis on lui ampute l'antenne droite et on la met dans l'alcool.

On fait alors absorber par le vaisseau dorsal le plus possible de solution salée d'encre de Chine, en procédant comme nous l'avons indiqué à l'expérience I.

Lorsque le système circulatoire est bien encrassé — ce que l'on voit aisément au mésotergum — on ampute l'antenne gauche et on la met dans l'alcool.

On fait ensuite, avec ces deux antennes, une préparation microsco-

pique au baume du Canada et on les étudie au microscope (fig. XIV).

L'antenne droite (A, fig. XIV), qui a été enlevée avant le début de l'expérience, sert d'objet de comparaison ; elle est en entier transparente.

Sur l'antenne gauche (B, fig. XIV), au contraire, l'artère antennaire remplie d'encre de Chine a l'aspect d'un petit cordonnet noir, bien apparent, qui va en s'amincissant de la base de l'antenne à l'extrémité de celle-ci, qu'il n'atteint pas complètement.

Si l'on emploie un grossissement plus puissant (C, fig. XIV), on observe,

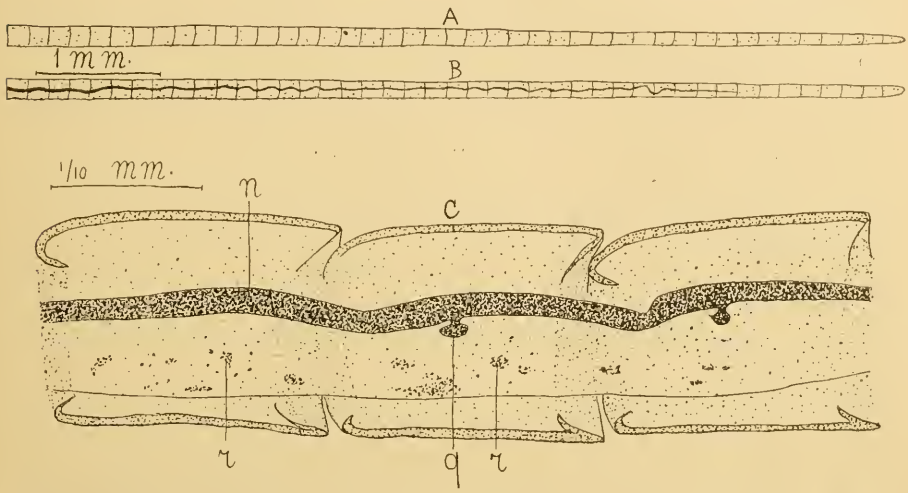


FIG. XIV. Antennes d'un *Pyramidea*. A, Antenne normale. B, antenne dont l'artère antennaire est encrassée d'encre de Chine. C, la même, étudiée avec un objectif beaucoup plus puissant. *n*, artère antennaire, pleine d'encre de Chine ; *q*, excroissances « en champignon » (voir le texte) ; *r*, particules d'encre de Chine libres dans la cavité de l'antenne.

par-ci par-là, sur ce cordonnet *n*, des excroissances *q*, en forme de minuscules champignons.

Plusieurs naturalistes[1] ayant constaté, dans la paroi des vaisseaux sanguins, la présence de petites ouvertures par lesquelles les globules sanguins sortent du vaisseau pour gagner la cavité générale du corps (ou de l'organe), il est logique d'admettre que ces excroissances correspondent à ces ouvertures, obstruées par les particules noires qui s'y sont agglomérées en les franchissant.

Quelques particules noires ont réussi à arriver dans la cavité de l'antenne où on les observe par-ci par-là (*r*, fig. XIV).

1. Entre autres ZIMMERMANN, chez les Ephéméridés ; PAULOWA, chez la Blatte ; et nous-même, chez les larves des Aeschna (1917 B).

Lorsqu'on sectionne l'antenne d'un Sphinx au tiers basal (exp. VII), il ne survient pas d'hémorragie par la plaie de section ; nous en avions conclu que — dans les conditions données — le sang doit se trouver dans l'antenne sous une pression négative.

D'autre part, les expériences VIII et IX montrent qu'il y a une artère antennaire et que le sang y est propulsé par les pulsations du vaisseau dorsal.

Ces résultats, qui paraissent contradictoires, sont cependant faciles à comprendre ; une nouvelle expérience va le montrer.

Expérience X. — On prend un *Pyramidea*, on l'anesthésie et on lui dénude la face dorsale de l'abdomen. Ensuite, on sectionne une des antennes au tiers médian et on place la base de cette antenne entre un porte-objet et un couvre-objet, entre lesquels on dépose un peu de la solution salée physiologique, de façon que la plaie de section du moignon soit immergée dans ce liquide.

L'insecte étant ainsi arrangé, on fait absorber par le vaisseau dorsal le plus possible de la solution salée d'encre de Chine (ainsi que nous l'avons décrit à l'expérience I) et l'on observe, à l'aide du microscope, ce qui se passe vers la plaie de section du moignon.

Lorsque les circonstances sont favorables et que l'expérience réussit, on voit, de temps en temps, sortir par la plaie du moignon quelques particules noires d'encre de Chine. Elles sont peu nombreuses ; elles ne sont pas propulsées au loin ; elles restent tout près de la plaie et, parfois, on en voit quelques-unes rentrer lentement dans le moignon de l'antenne. Il faut donc admettre :

1° Que le sang progresse dans l'artère antennaire, parce qu'il y est propulsé par une « vis à tergo » — les pulsations du vaisseau dorsal ; — mais que, dans l'antenne, cette force propulsive n'est plus qu'extrêmement faible.

2° Il existe aussi une force aspiratrice, puisqu'on voit, parfois, des particules noires, stagnantes, devant la plaie, rentrer dans le courant centripète (dans la cavité de l'antenne), sans que rien ne les y pousse.

Il est probable que, dans les conditions normales, cette force aspiratrice (dans la cavité de l'antenne) est un peu supérieure à la force propulsive (dans l'artère de l'antenne).

Je suis amené à discuter ici une opinion qu'on trouve énoncée dans

plusieurs gros traités d'entomologie, en particulier dans ceux d'HENNEGUY et de BERLESE.

Voici ce qu'on lit dans HENNEGUY, page 87 : « VAYSSIÈRES, en 1882, chez les Ephémérides ; BURGESS, en 1881, et SELVATICO, en 1887, chez les Lépidoptères, et PAULOWA, en 1895, chez les Orthoptères... ont décrit des ampoules pulsatiles à la base des antennes. »

BERLESE s'exprime dans des termes à peu près semblables.

Aussi, se fondant sur l'autorité de ces auteurs, les naturalistes, pour la plupart, ont admis, comme un fait prouvé, la présence de vésicules « pulsatiles » à la base des antennes ou, tout au moins, la présence d'une vésicule pulsatile dans la tête.

Les faits que j'ai observés m'ont amené à douter du bien fondé de cette opinion ; et cela d'autant plus que VAYSSIÈRES et SELVATICO ne se sont pas exprimés d'une façon aussi catégorique qu'on le leur prête.

Voici ce qu'a écrit VAYSSIÈRES (1882, p. 102) : « Dans les antennes, il existe aussi des vaisseaux sanguins... Il est *à peu près certain* que ces vaisseaux ne sont pas en continuité avec l'aorte antérieure ; je n'ai du moins rien vu qui puisse me faire croire qu'il existe une communication directe entre eux ; *il est alors à supposer* que le sang qui s'engage dans ces vaisseaux, y est poussé par des organes pulsatiles particuliers, situés à la base des antennes. »

VAYSSIÈRES donc n'a rien vu ; il *suppose.*

SELVATICO, lui, décrit et figure (1887, fig. 14 et 15) la dilatation qui se trouve à la base, non pas de l'antenne, mais de l'artère antennaire chez le *Bombyx mori* et chez le Macroglosse.

Je puis confirmer tout ce que SELVATICO avance. Ce que j'ai vu chez le Macroglosse concorde absolument avec ce que cet auteur a décrit et figuré. Et, si les faits ne sont pas absolument identiques, chez le *Sphinx convolvuli,* ils sont cependant presque semblables — la dilatation à la base de l'artère antennaire est toutefois peu apparente chez ce dernier insecte

Or, que dit SELVATICO ?

Il signale la présence d'une dilatation à la base de l'artère antennaire ; mais il n'énonce nulle part l'idée que cette dilatation soit « pulsatile » ; au contraire, constatant que cette dilatation est occupée par un tissu aréolaire (il en est de même chez le *Sphinx convolvuli*), il suppose qu'il s'agit là, peut-être, d'un organe qui fonctionnerait comme une sorte de valvule.

N'ayant trouvé dans BURGESS (1881) aucune mention de la présence d'organe pulsatile dans la tête des Lépidoptères, il ne m'est pas possible de discuter l'opinion qu'on lui prête.

D'autre part, n'ayant jamais eu l'occasion d'étudier la circulation du sang, chez la Blatte, je ne puis ni confirmer, ni infirmer, ce que PAULOWA dit avoir observé chez cet insecte.

Voici, à présent, quelle est mon opinion personnelle.

Chez le *Sphinx convolvuli* et chez le Macroglosse, il n'y a pas, dans la tête, de vésicule spéciale qui, par sa contraction, chasse le sang dans les antennes. Ce que l'on voit pulser, c'est l'extrémité dilatée de l'aorte et celle-ci pulse, non pas activement, mais passivement.

La dilatation à la base de l'artère antennaire, décrite par SELVATICO, existe. D'accord avec ce naturaliste, je crois qu'il s'agit là d'une sorte de valvule ; en tous cas rien n'engage à croire que ce soit une vésicule « pulsatile ». Au contraire, à mon idée, cette conformation anatomique a peut-être pour fonction de ralentir la circulation du sang dans l'artère antennaire, en empêchant que les pulsations du vaisseau dorsal ne s'y propagent... ce qui pourrait, peut-être, avoir des inconvénients.

L'expérience X montre que, dans cette artère, le sang circule lentement, sous une pression très faible ; cela ne serait pas le cas s'il y était propulsé par un organe spécial.

CHAPITRE IV

Synthèse. — Comment, à mon idée, on peut expliquer le mécanisme de la circulation du sang, chez le Sphinx. — Circulation dans le corps ; circulation intramusculaire (dans les muscles thoraciques). — Importance des organes pulsatiles mésotergaux.

Grâce aux faits anatomiques que nous avons constatés et à ceux qui résultent des expériences que nous avons relatées dans les pages qui précèdent, nous pouvons maintenant exposer quel est, à notre idée, le mécanisme de la circulation générale du sang chez les Sphinx.

Le sang, pompé dans l'abdomen par le vaisseau dorsal, est propulsé par ce dernier jusque dans la tête ; dans son parcours aortique, il reçoit, en outre, celui que lui envoie l'organe pulsatile mésotergal (*p*, fig. XVI) qu'on pourrait appeler le cœur thoracique.

Le sang arrive sous une certaine pression dans la dilatation aortique *i*

(fig. XIII), qui est en avant du ganglion nerveux sus-œsophagien *22* ; de là il s'engage dans l'artère antennaire *n* et dans l'artère ophthalmique *o*.

Il sort de l'artère antennaire — soit à l'extrémité de celle-ci, soit par les ouvertures de ses parois — et arrive dans la cavité de l'antenne, d'où il par

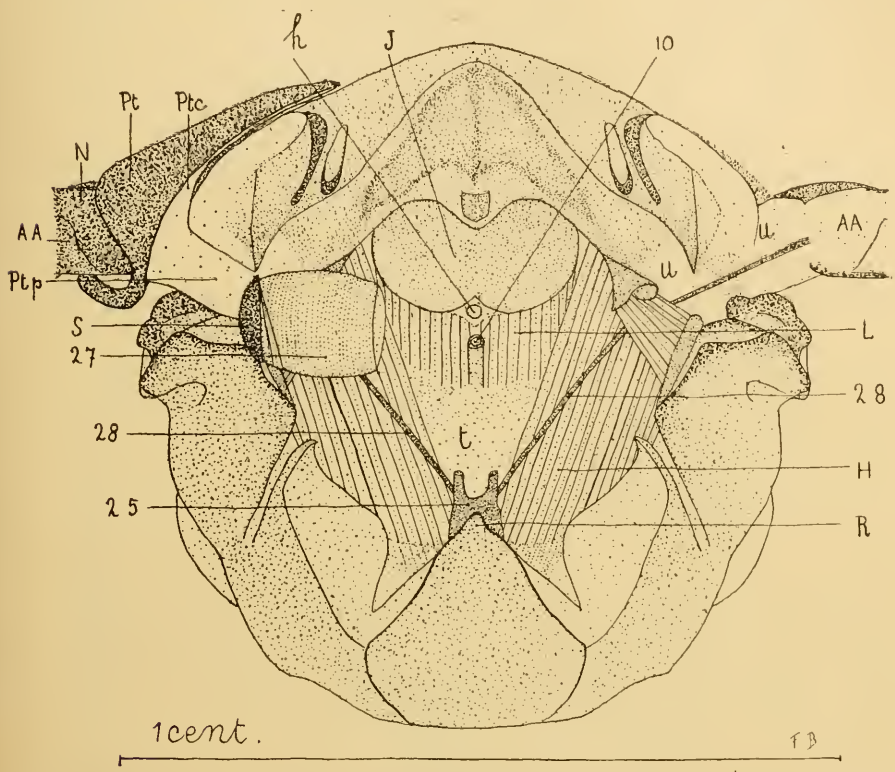


FIG. XV. Face antérieure du mésothorax (le prothorax étant enlevé) d'un *Sphinx convolvuli*. Le plan de dissection que représente cette figure passe par les points désignés par les lettres J et R sur la figure XVI. Les glandes salivaires, les trachées et les sacs aériens sont enlevés. Le sang des courants *t* et *u* est supposé couler du lecteur vers la figure. — A gauche, la partie antérieure du ptérygote Pt est enlevée, ce qui permet de voir le pédicule Pt*p*, par lequel la cavité Pt*c* du ptérygote communique avec la cavité du corps. Le stigmate pro-mésothoracique S est en place, ainsi que la dilatation trachéenne *27* qui y aboutit. Celle-ci se résout presque tout de suite en trachées (non figurées) qui vont à la tête et au mésothorax. — A droite, le stigmate S, la trachée *27* et le ptérygote Pt sont enlevés, ainsi que la peau molle blanche (*u*, fig. XI) à laquelle ce dernier s'insère ; la nervure antérieure N de l'aile AA est aussi enlevée. — Le sinus *u*, par lequel passe le courant sanguin latéral se trouve ainsi découvert Ce courant *u* suit le même trajet que le nerf *28*, jusqu'à la base de l'aile antérieure AA.

vient dans les espaces lacunaires, qui sont entre les différents organes de la tête.

L'artère opthalmique, comme nous l'avons indiqué plus haut, déverse le sang qui y circule dans l'espace compris entre l'œil et la paroi d'un sac aérien qui est appliqué contre ce dernier.

Nous savons, d'autre part, que les espaces entre les différents organes

de la tête sont occupés par des sacs aériens. Le sang — soit celui que déverse l'artère ophtalmique, soit celui qui revient de l'antenne — doit

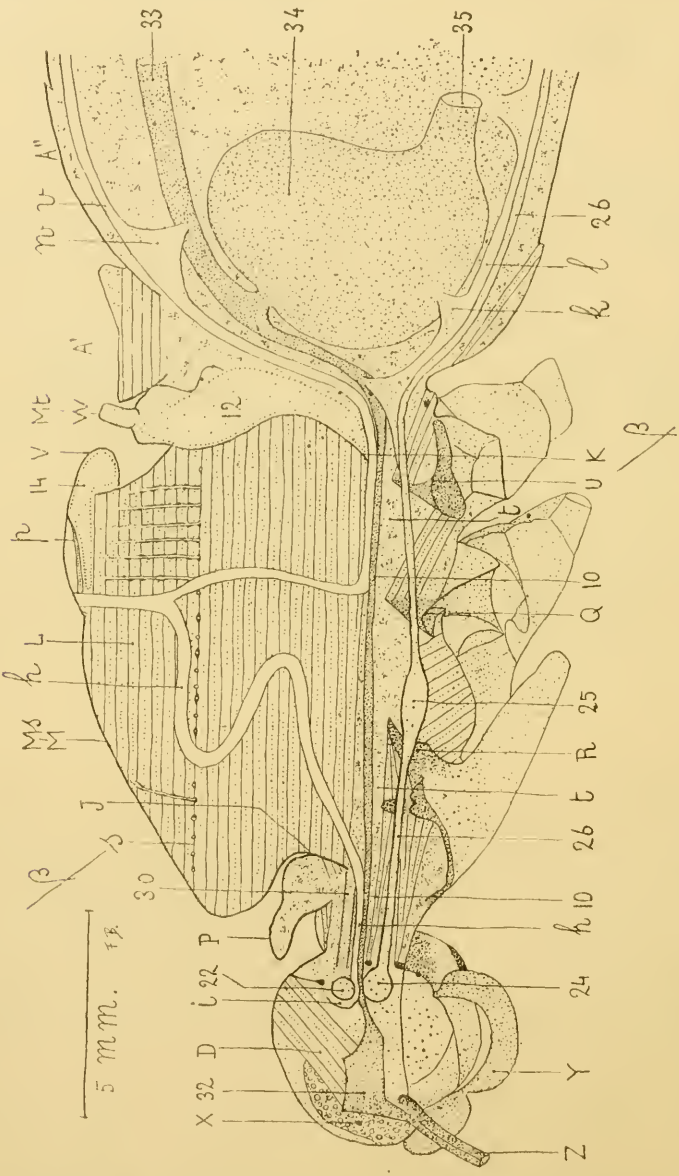


FIG. XVI. Coupe sagittale d'un *Sphinx convolvuli*. Les glandes salivaires (qui occupent tout l'espace périœsophagien) et le système trachéen ne sont pas représentés. Cependant j'ai indiqué quelques petites trachées (vues de plan, sous l'organe pulsatile *p*; vues en coupe transversale, sous la boucle de l'aorte *h*) contre les parois desquelles il y a des dépôts d'encre de Chine.

donc circuler entre la paroi de ces sacs et les organes que celle-ci recouvre.

Ces sacs étant des expansions des trachées, il en résulte, qu'en suivant

leur paroi, le sang trouve un chemin qui le ramène naturellement au cou, vers les troncs trachéens.

Or, plusieurs causes contribuent à faire circuler le sang dans cette direction.

D'abord, il ne faut pas oublier que, soit le vaisseau dorsal, soit l'organe pulsatile mésotergal exercent une aspiration continue sur le sang; nous avons constaté (1919) que cette action se fait sentir jusque dans la tête.

Ensuite, chaque mouvement inspirateur produit un appel du sang dans le thorax et dans l'abdomen — par suite de l'augmentation de la capacité de ces parties du corps — et, en outre, il facilite directement la circulation parce que, au début de chaque inspiration, les sacs aériens, en s'affaissant partiellement, laissent le passage libre au sang.

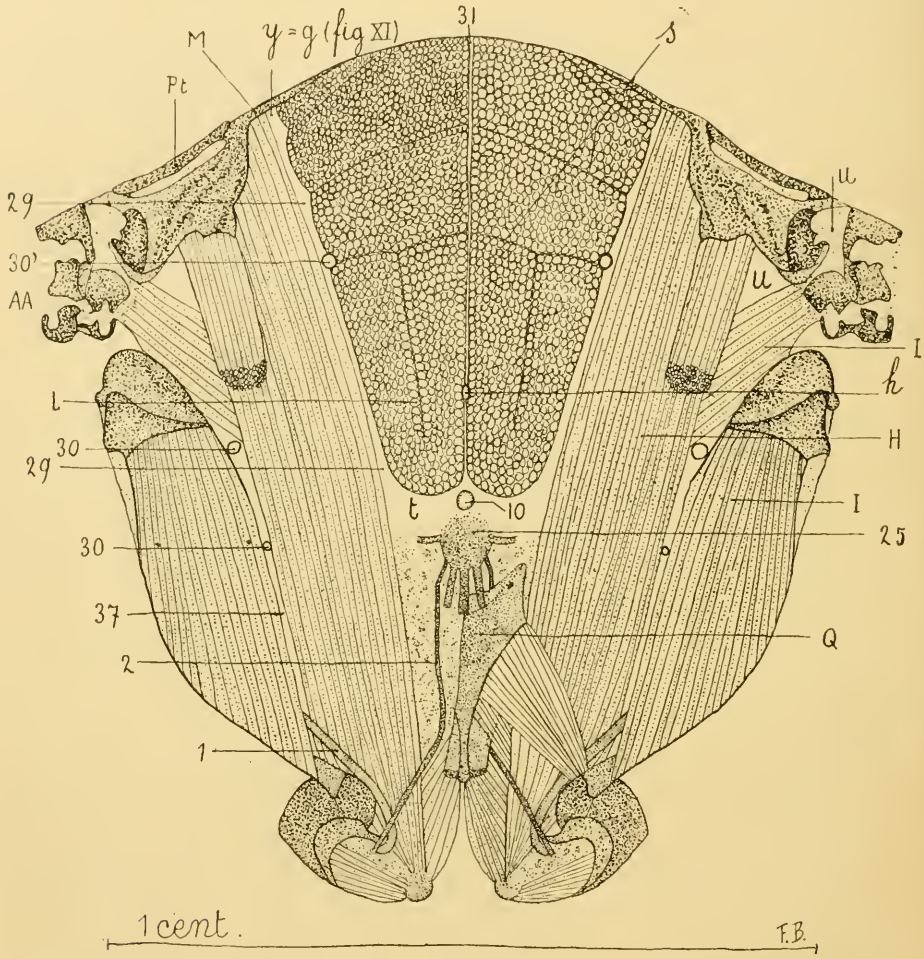
Celui-ci quitte donc la tête et — le prothorax étant fort réduit, chez les Lépidoptères (voir fig. XVI) — il arrive presque tout de suite à la région antérieure du mésothorax (fig. XV). Pour effectuer ce court trajet, le courant sanguin utilise les espaces qui sont entre les différents organes qui vont de la tête au thorax ; mais la plus grande partie du courant occupe la face ventrale du cou, de chaque côté de la chaîne nerveuse (*25*, fig. XV ; *26*, fig. XVI).

Arrivé à la partie antérieure du mésothorax (fig. XVI), le sang continue son cours en arrière, en suivant surtout la chaîne nerveuse *26* ; il constitue ce que nous appellerons le *courant ventral* (*t*, fig. XV, XVIII et XX). Dans l'abdomen, ce courant est sous la dépendance de la Chorde de Leydig ; nous avons reconnu, en faisant l'expérience VI, quelle action cet organe a sur lui.

Mais le courant ventral ne représente pas la totalité du sang qui arrive par le cou. Vers le stigmate pro-mésothoracique (S, fig. XV), une partie du sang suit le trajet du nerf *28* de l'aile antérieure AA et s'engage dans l'espace sous-tégumentaire *u* compris entre les muscles sternali-dorsaux H et les muscles latéraux du mésothorax I (fig. XVII et XX). Ce courant sanguin — que nous appellerons *courant latéral u* — passe sous la peau molle, blanche, qui est à la base des ailes (*u*, fig. XI) et arrive à la face latéro-dorsale de l'abdomen ; là, une partie du sang suit le tronc trachéen latéral de l'abdomen, l'autre partie se dirige vers le sinus péricardiaque.

Il y a donc, dans le méso et dans le métathorax, trois courants sanguins principaux : un ventral *t*, deux latéraux *u*. Ces courants aboutissant à l'abdomen, nous pouvons admettre qu'ils résultent — au moins en

partie — de l'état de dépression qui règne dans cette partie du corps. Le sang des différentes régions de celui-ci venant remplacer dans la cavité abdominale celui que le vaisseau dorsal y enlève continuellement.



IG. XVII. Coupe transversale du mésothorax d'un *Sphinx convolvuli*. Cette coupe passe par la ligne ββ de la figure XVI ; elle représente le mésothorax, en coupe transversale un peu en arrière de sa face antérieure (fig. XV). La tranche est vue d'arrière, ce qui fait qu'on y voit les mêmes organes que sur la figure XV, mais vus de l'autre extrémité (par ex. le ganglion *25*). Sur cette figure, le sang des courants *t* et *u* est supposé couler du dessin vers le lecteur. — Pour des raisons de clarté, je n'ai représenté ni les espaces aériens intermusculaires (voir le schéma XX), ni les glandes salivaires qui occupent tout l'espace *t*, compris entre les muscles longitudinaux dorsaux L et le tégument ventral, contre lequel est le système nerveux *25*. A gauche, on a enlevé une partie de l'apophyse mésosternale Q, afin qu'on puisse voir, à partir de son origine, le nerf fémoral *2*.

Il doit nécessairement y avoir une certaine relation d'équilibre entre ces trois courants. Si, par exemple, pour une raison quelconque, le courant ventral *t* est gêné, les courants latéraux *u* doivent augmenter — et vice-versa.

Nous avons constaté (**1917 B**) que, chez les larves des Aeschna, il y a un système de diaphragmes thoraciques qui permet de régler l'intensité du courant sanguin ventral. Lorsque le sphincter dont est pourvu l'orifice de chacun de ces diaphragmes se contracte, le courant ventral est arrêté et le sang passe par les courants latéraux, ce qui facilite la circulation dans les pattes et dans les fourreaux des ailes.

Il est probable que, chez les Lépidoptères, un phénomène semblable existe... quoique dû à des causes un peu différentes.

Nous n'avons pas constaté chez eux de diaphragmes thoraciques ; mais, sous le bord ventral du mésophragma K (fig. XVI), le sang qui constitue le courant ventral *t* passe par un véritable défilé et, pour peu que le Sphinx aplatisse son thorax dorso-ventralement, la circulation doit y être fort gênée.

C'est peut-être pour cela que c'est à cet endroit là que commence la Chorde de Leydig *l*, dont les ondulations facilitent le cours du sang.

J'ai donc été amené à penser que, chez le Sphinx, le fait seul d'aplatir le thorax dorso-ventralement ou de ralentir les mouvements de la Chorde de Leydig suffit pour provoquer une gêne dans le courant sanguin ventral et, par conséquent, une augmentation des deux courants sanguins latéraux et aussi... de tous les courants qui résultent de l'action de l'organe pulsatile mésotergal.

En effet, pendant leur trajet dans le méso et dans le métathorax, le courant ventral et les courants latéraux subissent l'influence des organes pulsatiles thoraciques, particulièrement celle de l'organe mésotergal.

Les expériences que nous avons relatées dans ce travail et dans le précédent (**1919**) nous ont appris que l'action aspiratrice de cet organe se fait sentir dans tout le thorax, y compris les ailes et les pattes. Nous avons constaté que, de toutes ces parties du corps, le sang (chargé d'encre de Chine) gagne l'or-

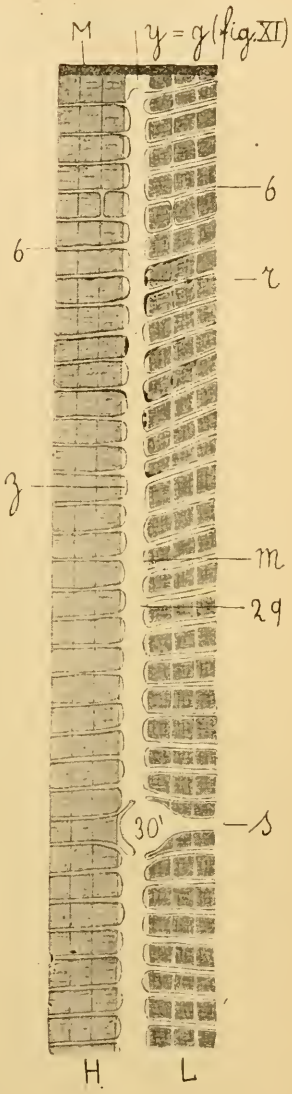


FIG. XVIII. Cette figure représente la moitié supérieure de l'espace aérien intermusculaire gauche *29* de la figure précédente — avec plus de détails ; mais un peu schématisé. C'est, pour ainsi dire, une coupe transversale schématique d'un espace aérien intermusculaire. Pour l'explication, voir le texte.

gane pulsatile mésotergal, en suivant surtout les espaces intermusculaires.

Nous allons maintenant étudier comment s'effectue ce trajet. La chose, au premier abord, paraît simple ; en réalité, elle est assez compliquée.

Les intervalles entre les muscles ne sont pas, comme on le croit généralement, des espaces libres que le sang remplit en entier. Ces intervalles sont occupés par des sacs aériens aplatis, que nous avons appelés des « espaces aériens ». Une multitude de trachéoles, partant des parois de ceux-ci, pénètrent entre les fibres des muscles contigus et fixent à ces derniers les parois de ces espaces aériens[1].

Le sang circule entre la paroi de l'espace aérien et le muscle contre lequel elle est appliquée et, quand une trachéole s'en détache et s'engage entre les fibres du muscle, le sang pénètre avec elle et circule entre cette trachéole et les fibres musculaires.

Les figures XVIII et XIX et l'explication qui les accompagne rendront ma description plus facile à comprendre.

Ces sacs ou, plus exactement, ces espaces aériens intermusculaires présentent de nombreuses lacunes (*x*, fig. XIX), par lesquelles le sang peut circuler et passer d'un des côtés du sac à l'autre.

Il résulte de cette disposition que, pour aller, par exemple, du courant ventral *t* à l'organe pulsatile mésotergal *p*, qui l'aspire, le sang peut s'engager dans l'espace *31* (fig. XVII et XX) qui sépare les deux muscles longitudinaux dorsaux L ou — pour pouvoir plus facilement suivre sur les figures — disons dans l'espace *29*, qui sépare ces derniers L des sternali-dorsaux H. Mais le sang ne circulera qu'entre les muscles et les parois *m* de l'espace aérien *29* (soit, en *z*, de la fig. XVIII). Ce dernier n'arrivant pas jusqu'au tégument chitineux du mésotergum M, il en résulte que, sous celui-ci, l'espace intermusculaire est réellement libre et constitue une sorte de sinus collecteur (*y*, fig. XVIII), qui recueille le sang qui lui arrive

1. Pour constater la présence et la conformation de ces espaces aériens et, d'une manière générale, pour pouvoir contrôler les faits que je relate, il est *indispensable* de s'adresser à des Sphinx frais, ou — et c'est encore préférable — à des Sphinx fixés depuis quelques jours, mais qui n'ont séjourné que dans du formol (à 1 1/2 ou 2 p. 100).

Dans ces conditions, l'air reste — au moins en partie — dans les trachées et dans les espaces aériens, ce qui fait que, lorsqu'on dissèque, dans l'eau, le corps de l'insecte, ces organes sont rendus apparents par l'air qui y adhère.

La constatation de ces organes est, au contraire, à peu près impossible, si l'insecte a trempé — ne fût-ce que momentanément — dans de l'alcool. Les parois des espaces aériens sont, en effet, si minces et si transparentes qu'elles deviennent presque invisibles, lorsqu'il n'y a plus d'air qui y adhère et, lorsqu'on dissèque l'insecte, on les détruit sans s'en douter ; les trachées seules, qui sont plus résistantes, persistent.

Or, l'alcool, pénétrant facilement dans le système trachéen, en chasse l'air ; tandis que les liquides aqueux ne pénètrent que très lentement dans les trachées et les sacs aériens.

de tout l'espace intermusculaire et le conduit à l'organe mésotergal *p*. (Voir les fig. XI et XX. Sur ces figures, *y* correspond au sinus *g*).

Une disposition semblable existe dans l'espace *37* (fig. XVII et XX), qui se trouve entre les muscles sternali-dorsaux H et les muscles laté-

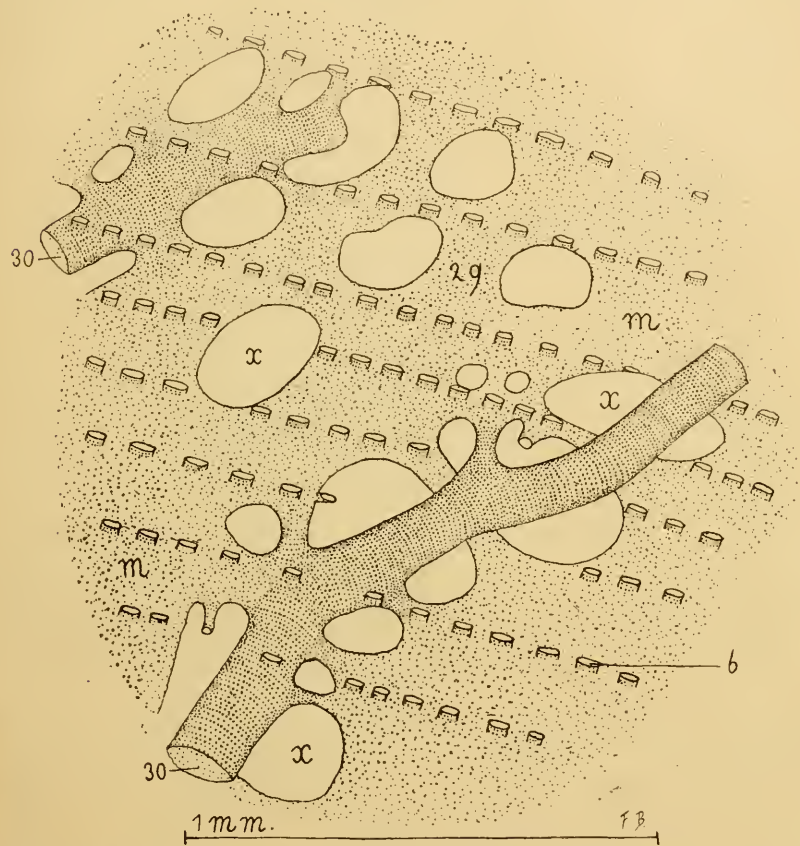


FIG. XIX. D'après une préparation microscopique. Espace aérien intermusculaire, disséqué, vu de plan. Cette figure montre les rapports entre les trachées et les espaces aériens et comment ces derniers font communiquer les unes avec les autres les différentes trachées. On y voit, en outre, les séries parallèles de trachéoles *6*, qui prennent naissance sur la paroi *m* de l'espace aérien *29* et qui s'insinuent ensuite entre les fibres des muscles contigus. L'espace compris entre deux lignes de trachéoles correspond à l'épaisseur d'une fibre musculaire. — Le sang circule dans les lacunes *x*, surtout dans celles qui sont autour des trachées; c'est là, principalement, que se font les dépôts d'encre de Chine. Mais il circule aussi entre la paroi *m* et les fibres musculaires (enlevées), par conséquent entre les petites trachéoles *6*.

raux du mésothorax I ; son sinus collecteur est *u* (fig. XVII, XX, XI).

Ces sinus se déversent dans le sinus médian *c* (fig. XI) par des sinus transversaux sous-tégumentaires *d*, *e*, *f*, et aussi par quelques espaces interfasciculaires transversaux (*s*, fig. XVII).

Mais il y a encore autre chose.

L'action aspiratrice de l'organe mésotergal se fait sentir non seulement dans les espaces intermusculaires et interfasciculaires, mais aussi entre les fibres, dans l'intérieur des muscles eux-mêmes.

En effet, si l'organe mésotergal *p* produit dans l'espace intermuscu-

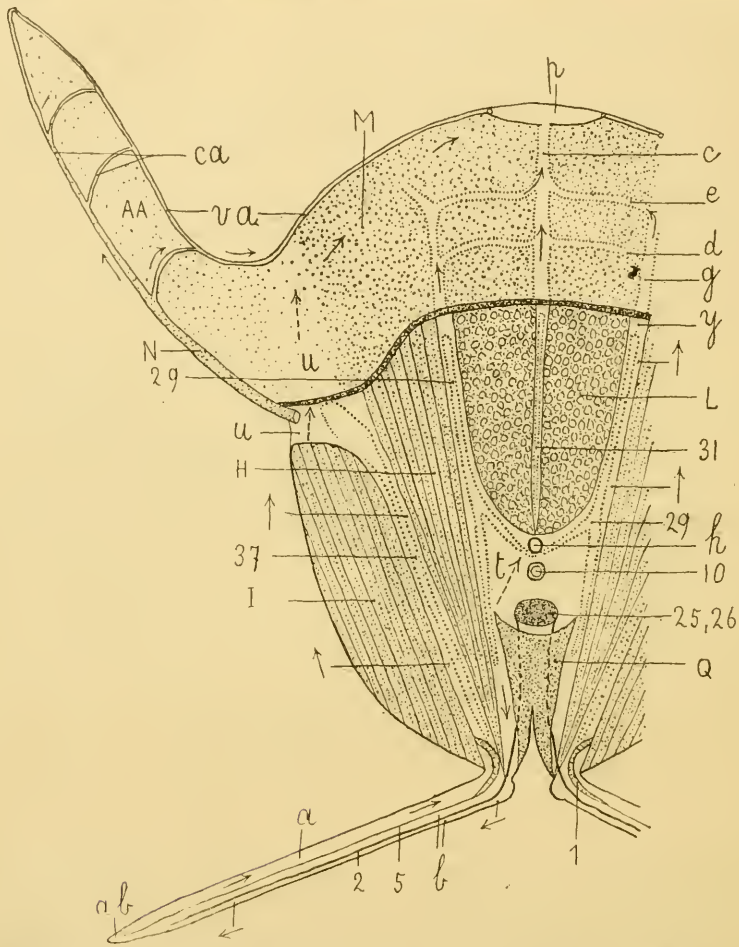


FIG. XX. Schéma destiné à montrer comment le sang circule dans le mésothorax et dans les membres. — Le courant ventral *t* et le courant latéral *u* (flèches en traits interrompus) sont perpendiculaires au plan du papie (ils vont du lecteur au papier) ; ils se dirigent vers l'abdomen. — Tous les autres courants (flèches en traits pleins) sont, pour ainsi dire, parallèles au plan du papier ; ils vont des courants précédents *t u*, à l'organe pulsatile *p*, qui les produit par ses coups de pompe aspirateurs.

laire médian (*31*, fig. XVII et XX), — qui est celui sur lequel il agit le plus directement — une action aspiratrice d'une force que nous estimons valoir 5. On peut admettre que la force de cette aspiration n'a plus qu'une valeur de 3 dans l'espace *29*, plus éloigné, qui est entre le muscle longi-

tudinal dorsal L et les muscles sternali-dorsaux H ; et qu'une force de I à l'égard du courant sanguin latéral *u*, qui passe à la base des ailes.

Il résulte de cette différence dans l'intensité de la force aspiratrice, suivant les espaces intermusculaires, qu'un certain déplacement du sang — celui-ci allant de l'espace où l'aspiration est la moins forte à celui où l'aspiration est la plus forte — doit s'effectuer à travers le muscle.

Pour cela le sang s'insinue et circule autour des trachées (30′, fig. XVIII) et des trachéoles *6*, qui forment des réseaux entre les fibres du muscle et qui constituent même, entre certains plans des fibres de celui-ci, de véritables espaces aériens « interfasciculaires » (*s*, fig. XVII) semblables à ceux « intermusculaires » (*31*, *29*, *37*, fig. XVII) que nous venons de décrire — mais, naturellement, moins importants.

Ceci n'est pas une simple hypothèse physiologique, basée sur des constatations anatomiques.

En disséquant des Sphinx, dont le système sanguin était encrassé d'encre de Chine, j'ai plusieurs fois trouvé le muscle longitudinal dorsal L dans un état semblable à celui qui est représenté, en partie, à la figure XVI.

Là où les trachées sont vues de plan (sous l'organe mésotergal *p*) les dépôts d'encre de Chine les accompagnent sous forme de traînées, en chapelet, accolés contre leur paroi. Là où les trachées se présentent en coupe transversale (sous la boucle de l'aorte *h*, par exemple), on remarque que la plupart d'entre elles ont, de chaque côté, un petit amas noir.

Avant de continuer mon exposé sur la manière dont le sang circule, je suis obligé de signaler quelques faits qui ont été décrits par différents auteurs et qui se rapportent plus ou moins directement à ceux que j'ai exposés dans les pages qui précèdent. J'intercalle donc ici un petit chapitre de digression.

CHAPITRE V

Digression. — La Circulation péritrachéenne de BLANCHARD. — Concordance entre les faits que j'ai observés, la manière dont je les interprète et les idées que JANET a exposées dans divers de ses travaux.

Je dois d'abord dire quelques mots au sujet d'une vieille histoire qui, il y a trois quarts de siècle, a passablement intrigué les naturalistes. Je veux parler de la circulation péritrachéenne de BLANCHARD.

En 1848, ayant injecté de l'indigo dans le vaisseau dorsal de divers

Insectes, BLANCHARD constate que cette manière colorante s'est fixée « dans l'épaisseur » des parois des trachées ; il en conclut qu'il devait y avoir une véritable circulation sanguine *entre* les deux membranes qui constituent la paroi de la trachée.

Immédiatement, JOLY, NICOLET, puis d'autres naturalistes encore, déclarèrent que les faits relatés par BLANCHARD étaient mal observés ou mal interprétés, que, du reste, la structure anatomique des trachées rend impossible une telle circulation.

Cependant, en 1851, AGASSIZ d'abord, puis ensuite BASSI et FILIPPI refirent les expériences de BLANCHARD ; ils obtinrent des résultats semblables à ceux que celui-ci avait annoncés et ils admirent l'hypothèse qu'il avait énoncée « d'une circulation sanguine péritrachéenne ».

De son côté, après de nouvelles recherches, JOLY, en 1852, maintint sa manière de voir.

La question resta en suspens.

En 1880, MAC LEOD revient sur ce sujet. Après avoir fait une étude de l'histologie du système trachéen, il déclare que les idées de BLANCHARD sont inadmissibles : « la circulation péritrachéenne, dit-il, n'existe pas et, vu la structure histologique des trachées, elle ne peut, du reste, pas exister ».

Cette opinion est actuellement admise ; je la partage entièrement.

Toutefois, si nous admettons qu'il n'y a pas de circulation sanguine entre les deux membranes qui constituent la paroi des trachées, comme le prétend BLANCHARD, nous devons cependant reconnaître que les expériences que nous avons faites sur le Sphinx indiquent qu'il y a, cependant, quelque chose de vrai dans les phénomènes observés par BLANCHARD ; mais, à mon idée, ceux-ci peuvent être interprétés d'une toute autre manière que ce naturaliste l'a fait.

Le sang ne circule pas dans l'épaisseur de la paroi des trachées ; il circule surtout autour de celles-ci. Ces dernières sont donc constamment baignées par le sang, dont le courant suit leur trajet. Il en résulte que, si le sang contient une matière colorante qui a plus d'affinité chimique pour les tissus chitineux des trachées que pour les autres tissus (musculaire, conjonctif, graisseux, etc.), il est tout naturel que celle-ci soit fixée d'abord par les trachées, dont elle imprègne les parois.

Je dois, ensuite, faire remarquer que si les faits anatomiques que j'ai constatés (présence d'espaces aériens intermusculaires et interfascicu-

laires, dans les lacunes desquelles circule le sang, sacs aériens s'insinuant entre les organes et formant à ceux-ci une enveloppe, etc., etc.) paraissent nouveaux, plusieurs d'entre eux ont, cependant, déjà été vus par JANET, qui les a décrit et *figurés*. Mais, ne travaillant que sur des insectes de très petite dimension (fourmis) et toujours traités par des réactifs, JANET n'a pu que faire des hypothèses pour interpréter ce qu'il constatait sur des coupes. Si plusieurs de ces hypothèses se sont trouvées remarquablement exactes (par exemple, celle qui concerne la fonction des diaphragmes notaux), d'autres doivent être un peu modifiées ou peuvent être complétées.

C'est surtout dans son « Anatomie du Corselet et Histolyse des muscles vibrateurs (**1907**) » que JANET relate différents faits qui correspondent à ceux que j'ai constatés chez le Sphinx.

Si l'on compare la figure XX du présent travail, ainsi que la figure XVIII qui la complète, aux figures 5 et 6 du travail susindiqué (**1907**) et aussi aux figures 17 et 21 de son « Anatomie du Corselet de Myrmica (**1898**) », on sera frappé de la similitude des dessins par lesquels nous nous sommes efforcés de représenter ce que nous avons observé.

Chez la fourmi, d'après JANET, c'est la trachée longitudinale dorsale dilatée qui serait l'homologue de ce que, chez le Sphinx, j'appelle l'espace aérien intermusculaire — qui, dans le fait, est une sorte d'expansion des trachées.

Tous deux nous avons constaté, et figuré, que cette formation occupe l'espace situé entre les muscles longitudinaux dorsaux L et les sternali-dorsaux H et que des trachéoles *6* partent de ses parois *m* et pénètrent entre les fibres des muscles auxquels elles font adhérer celles-ci (voir fig. XVIII et XX).

D'autre part (**1907**, p. 63), en décrivant la figure 24, JANET s'exprime ainsi : « Chacun des faisceaux est entouré d'une enveloppe bien nette, formée de deux membranes superposées » ; puis, plus loin (p. 95), il donne une figure (fig. 37) représentant « les faisceaux vibrateurs longitudinaux et leurs *enveloppes* ; à droite, coupe de deux lambeaux d'enveloppe détachés ».

Sur cette figure, JANET signale, à plusieurs endroits, sur ce qu'il appelle l'enveloppe du faisceau musculaire, des « noyaux trachéens » et il les indique aussi sur les lambeaux d'enveloppe détachés. Or, ces lambeaux d'enveloppes détachés, vus en coupe transversale, ressemblent à s'y méprendre à la coupe de la paroi d'un sac aérien du *Sphinx convolvuli*.

Je suis arrivé à penser que la double membrane, que JANET (**1907**) a

décrit comme étant une enveloppe de faisceaux de fibres musculaires, correspond aux deux parois d'un espace aérien interfasciculaire. Et cette opinion me paraît d'autant plus probable que JANET, lui-même, semble avoir eu, dans la suite, la même idée. C'est du moins ce qui semble résulter du passage suivant d'un de ses derniers travaux (1911) sur l'anatomie de l'Abeille : « Certaines glandes, écrit-il, sont entourées d'une fine enveloppe membraneuse, dont la signification ne paraît pas avoir été élucidée jusqu'ici... je suis arrivé à cette conclusion... que la pseudo-membrane en question est toujours une portion de la paroi d'une expansion trachéenne coiffant la glande. C'est l'enlèvement de la paroi trachéenne opposée, qui tout d'un coup, laisse apercevoir les cellules glandulaires, tandis que la paroi trachéenne qui est au contact de la glande reste solidement attachée à cette dernière par les nombreuses ramifications trachéolaires qu'elle lui envoie. »

On voit que, si, dans cette citation, on remplace le mot « glande » par ceux de « faisceaux de fibres », nos opinions sont identiques.

Je terminerai cette digression en rappelant ce que j'ai dit, plus haut, des « trachées inversées » qui, à ma connaissance, n'ont, jusqu'à présent, été observées et comprises que par JANET.

CHAPITRE VI

Suite du chapitre IV. — La circulation du sang dans les ailes et dans les pattes. — Encore quelques mots sur la fonction et l'importance de l'organe pulsatile mésotergal. — Cas des Insectes qui n'ont pas d'organes pulsatiles thoraciques. — Conclusion.

Je vais maintenant exposer comment, à mon idée, se fait la circulation sanguine dans les ailes et dans les pattes (fig. XX).

Je serai fort bref en ce qui concerne la circulation du sang dans les ailes ; parce que j'ai déjà traité ce sujet dans trois publications antérieures (1916 A ; 1917 B, 1919).

Le principe de la *circulation du sang dans les ailes* est celui-ci (fig. XX).

L'aile est pourvue d'un réseau de canaux *c a* qui occupent les nervures ; ce réseau communique : en avant, par la base de la nervure antérieure N, avec l'espace sous-tégumentaire *u*, dans lequel circule le courant sanguin latéral — et, en arrière, il est en relation directe avec l'organe pulsatile *p* (mésotergal, pour les ailes antérieures ; métatergal, pour les ailes posté-

rieures), par un vaisseau spécial *va*, qui constitue le bord postérieur de l'aile.

Ces organes *p*, aspirant continuellement le sang, forcent celui-ci à circuler dans tout le réseau, à partir de la nervure antérieure, par la base de laquelle se fait la prise sur le courant latéral du thorax.

Les résultats des différentes expériences que j'ai faites pour étudier la *circulation du sang dans les pattes* et la structure anatomique de celles-ci permettent, je crois, d'admettre que, dans ces membres, la circulation du sang se fait d'une manière à peu près semblable.

Résumons brièvement les faits constatés. Le fémur et le tibia sont divisés en deux loges, dans lesquelles le sang circule ; elles sont séparées l'une de l'autre par un espace aérien, pourvu d'une paroi propre, qui adhère au tégument des deux faces opposées du membre. Le nerf est dans la loge postérieure.

Le courant centrifuge, venant de la région médiane du thorax, occupe la loge postérieure (bord de flexion) du fémur et du tibia. Dans le trochanter, on constate — sur les Sphinx, dont le système circulatoire est encrassé d'encre de Chine — que ce courant suit le même trajet que le nerf.

Le courant centripète occupe la loge antérieure (bord d'extension) du tibia et du fémur ; quand il quitte le membre, il se répand dans les espaces intermusculaires latéraux du thorax et finit par arriver à l'organe pulsatile mésotergal. Nous savons que l'influence aspiratrice de ce dernier organe se fait sentir dans tout le thorax, particulièrement dans les espaces intermusculaires.

Puisque la loge antérieure du fémur est en relation avec ces espaces intermusculaires, il est assez logique d'admettre que l'action aspiratrice de l'organe mésotergal se propage jusque dans la loge antérieure du fémur ; puis, de celle-ci, dans celle du tibia et, en remontant toujours le cours du sang, dans les tarses ; puis dans la loge postérieure du tibia ; puis dans celle du fémur et enfin jusque dans la cavité splanchnique du thorax, où le courant sanguin ventral *t* longe la chaîne nerveuse *26* (voir fig. XX).

Par suite de l'action aspiratrice de l'organe mésotergal *p*, une partie du sang serait donc aspirée dans le courant ventral *t* et pénètrerait dans la loge postérieure du fémur, en suivant le même trajet que le nerf *2*. Cela correspond à ce que nous avons constaté, puisque le courant centrifuge et le nerf sont tous deux dans la loge postérieure du fémur et du tibia (fig. II, IV et XX).

Dans le membre, le courant centrifuge est séparé du courant centripète par l'espace aérien intermusculaire (*5*, fig. II, III, IV, V et XX); dans le thorax. ce sont les muscles sternali-dorsaux H qui séparent l'un de l'autre ces deux courants (fig. XX). Dans un précédent travail (**1919**), j'ai signalé que, lorsqu'on sectionne transversalement le fémur et qu'on met de l'encre sur la plaie, une partie de l'encre se dirige vers l'organe pulsatile mésotergal, tandis qu'une autre partie gagne l'abdomen, où elle apparaît sur la ligne médiane.

Ce résultat, qui paraît opposé à ceux des expériences III et IV, est cependant aisé à comprendre.

Lorsqu'on sectionne le fémur, l'action aspiratrice de l'organe mésotergal ne peut se faire sentir que sur le sang qui se trouve dans la loge antérieure *a* (fig. XX) ; ce sang se dirige donc vers l'organe mésotergal. En revanche, celui qui est dans la loge postérieure *b* n'est plus du tout aspiré par l'organe mésotergal (puisque la voie de communication *a b* entre ces deux loges — qui est à l'extrémité du membre — est enlevée), il subit donc l'aspiration abdominale, à laquelle est soumis le courant ventral *t*, dont il provient ; et il rentre dans le corps.

Ayant consacré un article spécial (**1919**) à l'étude anatomique et physiologique des organes pulsatiles thoraciques des Lépidoptères, je ne devrais pas y revenir ici. Mais, depuis que le travail en question a paru, j'ai pu faire quelques nouvelles expériences qui me permettent de confirmer l'hypothèse que j'ai énoncée au sujet du fonctionnement de l'organe pulsatile *méta*tergal (placé en W, fig. XVI et XI).

Ce dernier, comme je l'ai signalé, est si rudimentaire qu'il est fort difficile à observer. Il ne communique, effectivement, ni avec le vaisseau dorsal, ni avec l'aorte. Il déverse, simplement, dans la cavité du corps, le sang qui lui arrive des ailes postérieures.

Ce fait est intéressant à constater, car il peut faire présumer que, chez d'autres Insectes (fourmis ?), les organes pulsatiles thoraciques sont, peut-être, tous deux indépendants du vaisseau dorsal ou de l'aorte.

En outre, j'ai fait quelques observations au sujet de la fréquence des pulsations de l'organe pulsatile *méso*tergal du Macroglosse.

Lorsque cet insecte est en somnolence et qu'on l'observe sans qu'il s'en doute, l'organe pulse environ 10 à 12 fois en une minute ; souvent il y a des arrêts, des pauses momentanées.

Si le Macroglosse est dérangé, l'organe se met à pulser beaucoup plus

rapidement — environ 75 fois à la minute. Enfin, quand l'insecte est tout à fait réveillé et qu'il cherche à fuir, les pulsations sont si rapides qu'il n'est plus possible de les compter.

***

Nous sommes donc arrivés à proposer une hypothèse, qui paraît plausible, pour expliquer la manière dont le sang circule chez le *Sphinx convolvuli*.

Nous avons constaté que, chez cet insecte (et chez d'autres Lépidoptères, ainsi que chez les Dytiques et chez les larves des Odonates) le sang circule dans le corps par suite de l'action de deux forces aspiratrices : l'une, celle du vaisseau dorsal, l'attire dans l'abdomen ; l'autre, celle des organes pulsatiles thoraciques, le pompe dans les courants produits par la force précédente et le fait circuler dans les ailes, les pattes et les muscles du thorax.

Il est probable que les choses se passent d'une façon semblable, chez beaucoup d'Insectes. Nous devons cependant reconnaître que, chez les représentants de diverses espèces (Hydrophile, Hanneton, Hémiptères), nous n'avons pas réussi à constater la présence d'organes pulsatiles thoraciques. Il faut admettre que, dans ce cas, la circulation du sang dans les pattes et dans les ailes se fait, peut-être d'une autre manière.

Toutefois, je dois faire observer que le sang peut circuler dans les pattes, d'une façon semblable à celle que nous avons constatée chez le Sphinx, même dans le cas où il n'y aurait pas d'organe pulsatile.

En effet, un coup d'œil sur la fig. XX fait tout de suite comprendre que si, pour une cause quelconque, le courant ventral *t* est gêné, le sang tout naturellement, se dirige vers le courant latéral *u*, en passant par le chemin détourné du membre.

Enfin, je ferai encore remarquer que, si j'ai trouvé des organes pulsatiles thoraciques chez des représentants de tous les ordres d'Insectes, sauf chez les Hémiptères, ces derniers sont, en revanche, les seuls dans les pattes desquels on ait observé — chez plusieurs de leurs représentants — des organes pulsatiles spéciaux, qui activent la circulation du sang dans ces membres (Behn, Locy, Berlese, Brocher (1909). Il est possible qu'il y ait une certaine connexité entre ces faits.

Vandœuvres, juillet 1919.

P.-S. — Depuis que cet article est écrit, j'ai observé, chez le Frelon, des phénomènes semblables à ceux que je signale dans ce travail-ci, chez le Sphinx. Particulièrement, ceux qui concernent les espaces aériens, les trachées inversées, leurs rapports avec la circulation sanguine inter et intramusculaire et ceux qui se rapportent à la circulation du sang dans la tête et dans les antennes (toutefois, chez le Frelon, l'origine du vaisseau antennaire est différente).

Le Frelon a un organe pulsatile mésotergal ; celui-ci est rudimentaire et sans relation avec l'aorte.

BIBLIOGRAPHIE

1851. Agassiz. Note sur la circulation des fluides, chez les Insectes. (*Annales des Sciences naturelles. Zoologie.* Tome XV p. 358-62.)

1851. Bassi et Filippi. Rapport relatif au passage des substances introduites dans le système trachéen des Insectes. (*Annales des Sciences naturelles. Zoologie*, Tome XV. p. 362-71.)

1835. Behn. Découverte d'une circulation de fluide nutritif dans les pattes de plusieurs Insectes hémiptères. (*Annales des Sciences naturelles. Zoologie*, 2e série. Tome IV.)

1909. Berlese. Gli Insetti. Milano.

1848. Blanchard (Emile). De la circulation dans les Insectes. (*Annales des Sciences naturelles. Zoologie.* 3e Série. Tome IX, p. 359-98.)

1909. Brocher. Sur l'Organe pulsatile, observé dans les pattes des Hémiptères aquatiques. *Annales* de *Biologie lacustre.* Bruxelles. Tome IV, (p. 32-41, 4 ; fig.)

1913. Brocher. L'Hydrophile. Etude anatomique et physiologique du système respiratoire. (*Annales de Biologie lacustre.* Bruxelles. Tome V. p. 220-258 ; 22 fig.)

1914. Brocher. Les Dyticidés (second article) suivi d'une notice sur les mouvements respiratoires de l'Hydrophile). (*Annales de Biologie lacustre.* Bruxelles. Tome VII. p. 5-39 ; 12 fig.)

1916 A. Brocher. Nouvelles observations biologiques et physiologiques sur les Dyticidés. Etude anatomique et physiologique de deux *organes pulsatiles aspirateurs*, destinés à faciliter la circulation du sang dans les ailes et dans les élytres, chez les Dytiques et chez divers autres Insectes. (*Archives de Zoologie expérimentale et générale.* Paris. Tome LV, p. 347-73 ; 11 fig.)

1916 B. Brocher. La Nèpe cendrée, étude anatomique et physiologique du système respiratoire, chez l'imago et chez la larve. (*Archives de Zoologie expérimentale et générale.* Paris. Tome LV, p. 483-514 ; 20 fig.)

1917 A. Brocher. Etude expérimentale sur le fonctionnement du vaisseau dorsal et sur la circulation du sang, chez les Insectes. 1re Partie Le *Dyticus marginalis.* (*Archives de Zoologie expérimentale et générale.* Paris. Tome LVI, p. 347-358 ; 3 fig.)

1917 B. Brocher. Etude expérimentale sur le fonctionnement du vaisseau dorsal et sur la circulation du sang chez les Insectes. 2e Partie : Les larves des Odonates. (*Archives de Zoologie expérimentale et générale.* Paris. Tome LVI. p. 445-490. 21 fig.)

1919. Brocher. Les Organes pulsatiles méso et métatergaux des Lépidoptères. (*Archives de Zoologie expérimentale et générale.* Paris. Tome LVIII, p. 149-171 ; 8 fig.)

1876. Burger, (D.) Ueber das sogenannte Bauchgefäss der Lepidopteren nebst einigen Bemerkungen über das sogenannte sympatische Nervensystem dieser Insektenordnung. (*Niederländ. Arch. f. Zool.* Bd. III.)

1881. Burgess. Note on the Aorta in Lepidopterous. (*Proc. Boston Soc. Nat.* Vol. 21, p. 153-56 ; 5 fig.)

1881. Cattie. Beiträge zur Kenntniss der Chorda supraspinalis der Lepidopteren und des ventralen peripherischen und sympatischen Nervensystems der Raupen. (*Zeitschr. f. Wissenchaft. Zoologie.* Bd. XXXV, p. 304-20, 12 fig.)

1859. Gegenbaur. Vergleichende Anatomie.

1876. Graber. Ueber den pulsirenden Bauchsinus der Insecten. (*Archiv. f. microscopische Anatomie.* Bd. XII, p. 575-82.)

1904. Henneguy (F.). Les Insectes. Paris.

1898. Janet. Anatomie du Corselet de la *Myrmica rubra*, reine. (*Mémoires de la Société Zoologique de France.* Tome XI, p. 393-450 ; 26 fig.)

1907. Janet. Anatomie du Corselet et Histolyse des muscles vibrateurs, après le vol nuptial, chez la reine de la fourmi (*Lasius niger*). (Limoges. Decourtieux et Goût).

1911. Janet. Sur l'existence d'un organe chordotonal et d'une vésicule pulsatile antennaire chez l'Abeille et sur la morphologie de la tête chez cette espèce. (*Extrait des Comptes rendus hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences.* Paris. Tome 152, p. 110-12 ; 1 fig.)

1849. Joly. Mémoire sur l'existence supposée d'une circulation péritrachéenne chez les Insectes. (*Annales des Sciences naturelles, Zoologie.* Série III. Tome XII, p. 306-16.)

1852. Joly. Nouvelles expériences tendant à réfuter la prétendue circulation péritrachéenne de Blanchard. (*Mémoires de l'Académie des Sciences de Toulouse*, p. 336-344.)

1847. Leukart in : Frey und Leukart. Lehrbuch der Anatomie der wirbellosen Thiere, p. 83.

1862. Leydig. Das sogenannte Bauchgefäss der Schmetterlinge und die Musculatur der Nervencentren bei Insecten. (*Arch. f. Anatomie und Physiologie*, Reichert et Du Bois-Reymond, p. 565-580.)

1884. Locy. Observations on the pulsatingorgans in the legs of certain Hemiptera. (*American Naturalist.* Vol. XVIII, p. 13-18 ; 1 pl.)

1880. Mac Leod. Concours universitaire de 1878-79. Question de Zoologie. Mémoire couronné. La structure des trachées et la circulation péritrachéenne. Bruxelles 1880, 8vo, 72 p.).

1834. Newport. On the Nervous System of the *Sphinx ligustri* Part II. (*Philosophical Transaction* (of the royal society of London), p. 389-423 ; 5 pl.)

1839. Newport. Article Insecta in *Cyclopedia of Anatomy und Physiology*, p. 980.)

1849. Nicolet. Sur la circulation du sang chez les Insectes. (*Comptes rendus de l'Académie des Sciences*. Paris. Tome XXVIII, p. 541.)

1884. Nusbaum. Bau, Entwikelung, Bedeutung der Leydichen Chorda der Lepidopteren. (*Zoologischer Anzeiger*, p. 17-21, 2 fig.).

1912. Oberlé. Das Blutgefässystem von *Dytiscus marginalis*. Diss. ing. Marburg., 30 p. ; 25 fig.)

1895. Paulowa. Ueber ampullenartige Blutcirculationsorgane im Kopfe der Orthopteren. (*Zoologischer Anzeiger*. Bd. XVIII, p. 7-13 ; 1 fig.)

1887. Selvatico. L'Aorta nel corsaletto e nel capo delle farfalla del Bombyce del Gelso. (*Annuario R. Stazione Bacologica sperimentale*. Padova, 20 p. ; 16 fig.)

1832. Treviranus. Ueber das Herz der Insecten, dessen Verbindung mit den Eierstöcken und ein Bauchgefäss der Lepidopteren. (*Zeitschrift für Physiologie*. Band IV. p. 151.)

1882. Vayssières. Recherches sur l'organisation des larves des Ephémérines. (*Annales des Sciences naturelles. Zoologie*. 6e Série. Tome XIII.)

1880. Zimmermann. Ueber eine eigenthümliche Bildung desRukengefässes bei einigen Epheridenlarven. (*Zeitschrift für wissenchaftliche Zoologie*. Band 34; 3 p.)

TABLEAU INDIQUANT CE QUE DÉSIGNENT LES LETTRES ET LES CHIFFRES

Les majuscules se rapportent à tout ce qui concerne le système musculaire et le tégument.

Les minuscules italiques se rapportent à tout ce qui concerne le système circulatoire.

Le reste est indiqué par des chiffres italiques.

Lorsque la lettre ou le chiffre sont placés entre parenthèses, ils désignent non l'organe lui-même, mais son emplacement.

A — Abdomen ; *A'*, 1er segment ; *A''*, 2e segment.
AA — Aile antérieure.
B — Fémur.
C — Tendon du muscle fléchisseur des griffes.
D — Muscle dilatateur du pharynx.
E — Extenseur du tibia (muscle et tendon).
F — Long fléchisseur du tibia (muscle et tendon).
G — Court fléchisseur du tibia (muscle et tendon).
H — Muscles sternali-dorsaux.
I — Muscles latéraux du mésothorax.
J — Prophragma.
K — Mésophragma.
L — Muscles longitudinaux dorsaux.
M — Mésotergum.
Ms — Mésothorax.
Mt — Métathorax.
N — Nervure antérieure de l'aile antérieure.
O — Muscle fléchisseur des tarses.
P — Prothorax.
Pt — Ptérygote ou Tegula.
(Pt) — Endroit où s'insère le ptérygote.
Pte — Cavité du ptérygote.
Ptp — Pédicule du ptérygote.
Q — Apophyse (furca) mésosternale.
R — Apophyse (furca) pro-mésosternale.
S — Stigmate pro-mésothoracique.
T — Tête.
U — Apophyse (furca) métasternale.
V — Mésoscutellum.
W — Métasculleum (contenant l'organe pulsatile métatergal).
X — Muscle constricteur du pharynx.
Y — Palpe.
Z — Trompe.
a — Dépôt sanguin dans la loge antérieure du fémur et du tibia (éventuellement cette loge elle-même).
b — Dépôt sanguin dans la loge postérieure du fémur et du tibia (éventuellement cette loge elle-même).

ab — Communication entre la loge *a* et la loge *b*.
ca — Réseau de canaux sanguins de l'aile.
c, d, e, f, g. — Réseau sous-mésotergal de sinus sanguins.
h — Aorte.
i — Extrémité dilatée de l'aorte.
k — Muscles aliformes de la Chorde de Leydig.
l — Chorde de Leydig.
m — Membrane formant la paroi d'un espace aérien.
n — Artère de l'antenne.
o — Artère ophthalmique.
p — Organe pulsatile mésotergal.
q — Excroissances sur l'artère antennaire (exp. IX).
r — Particules d'encre de Chine.
s — Espace aérien interfasciculaire.
t — Courant sanguin ventral ; région qu'occupe ce courant.
u — Courant sanguin latéral ; région qu'occupe ce courant.
v — Vaisseau dorsal.
va — Vaisseau postérieur de l'aile.
w — Muscles aliformes du vaisseau dorsal.
x — Lacunes dans un espace aérien.
y — Sinus sanguin collecteur.
z — Endroit où circule le sang, entre le muscle et la paroi de l'espace aérien.
1 — Trachée fémorale.
2 — Nerf fémoral. — *2'* nerfs tibiaux.
3 — Cire molle (fig. I).
4 — Section du fémur (fig. I).
5 — Espaces aériens intermusculaires du fémur et du tibia.
6 — Trachéoles interfibraires.
7 — Endroit où l'espace aérien adhère au tégument ventral du fémur.
8 — Endroit où l'espace aérien adhère au tégument dorsal du fémur.
9 — Nerf inclus dans la trachée fémorale.
10 — Œsophage.
11 — Trachée éversée.
12 — Chambre aérienne métathoracique.
13 — Trachée flasque.
14 — Chambre aérienne scutellaire.
15 — Nerf dans une trachée éversée (fig. VIII).
(16) — Emplacement de la chambre aérienne sous-mésotergale.
17 — Plaie opératoire (exp. I).
18 — Encre de Chine se dirigeant vers le vaisseau dorsal (exp. I).
19 — Plaie opératoire (exp. III).
20 — Plaie opératoire (exp. IV).
21 — Voir expérience IV.
22 — Ganglion sus-œsophagien.
23 — Espace, derrière l'œil, occupé par un sac aérien.
24 — Ganglion sous-œsophagien.
25 — Ganglion thoracique.
26 — Chaîne nerveuse.
27 — Dilatation trachéenne contiguë au stigmate pro-mésothoracique.
28 — Nerf de l'aile antérieure.
29 — Espace aérien compris entre le muscle longitudinal dorsal et les muscles sternali-dorsaux.
30 — Trachée tubulaire proprement dite.
30' — Représente la même trachée sur les figures XVII et XVIII.
31 — Espace aérien médian, compris entre les deux muscles longitudinaux dorsaux.
32 — Pharynx.
33 — Jabot.
34 — Gésier.
35 — Intestin.
36 — Œil.
37 — Espace aérien compris entre les muscles sternali-dorsaux et les muscles latéraux du mésothorax.
38 — Ganglion nerveux sympathique du vaisseau dorsal.

ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE
Tome 60, page 47 à 176, pl. I à IV.
25 juin 1920

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE COMPARÉE DE L'APPAREIL NUCLÉAIRE DES INFUSOIRES CILIÉS (*PARAMECIUM CAUDATUM* et *COLPIDIUM TRUNCATUM*) DES EUGLÈNES ET DES CYANOPHYCÉES

PAR

ARMAND DEHORNE
Institut de Zoologie de la Faculté des Sciences de Lille.

SOMMAIRE

Pages
Introduction 48
Matériel et technique 50
CH. PREMIER. — PREMIÈRE DIVISION DU MICRONUCLÉUS DE PARAMECIUM CAUDATUM.
a. Morphologie du micronucléus au repos (p. 52). — *b*. Préparation du micronucléus à la première division (p. 54). — *c*. Stade du croissant (p. 58). — *d*. Stade de la plaque nucléaire (p. 63). — *e*. La première division d'après CALKINS et CULL (p. 67)
CH. II. — DEUXIÈME DIVISION DU MICRONUCLÉUS DE PARAMECIUM.
a. Structure du micronucléus au début de la prophase (p. 70). — *b*. Structure du micronucléus pendant la prophase (p. 72). — *c*. Discussion de la deuxième division (p. 76).
CH. III. — TROISIÈME DIVISION DU MICRONUCLÉUS DE PARAMECIUM.
a. Structure des trois micronucléi qui vont disparaître et de celui qui va fournir la troisième division (p. 79). — *b*. Formation hétéropolaire (p. 82). — *c*. Division transversale du peloton (p. 84). — *d*. Critique et interprétation (p. 85). — *e*. Copulation et première division post-copulatoire (p. 86).
CH. IV. — RECONSTITUTION DE L'APPAREIL NUCLÉAIRE DE PARAMECIUM.
a. Autres divisions nucléaires post-copulatoires (p. 88). — *b*. Différenciation des nouveaux macronucléi (p. 90). — *c*. Le pseudospirème (p. 96).
CH. V. — STRUCTURE DU MACRONUCLÉUS DE PARAMECIUM.
a. Quelques types de groupement des microsomes (p. 99). — *b*. Observations de Fauré-Frémiet et de B. Collin (p. 104). — *c*. Formations cristalloïdes de Kudelski (p. 106). — *d*. Formations chromosomiques (?) de Mitrophanow (p. 112). — *e*. Division du macronucléus (p. 116). — *f* Quelques mots sur la structure de l'endoplasme (p. 118).
CH. VI. — LES PHÉNOMÈNES NUCLÉAIRES PENDANT LA CONJUGAISON CHEZ *Colpidium truncatum*. Première division ; deuxième et troisième divisions ; copulation ; divisions consécutives à la division ; comparaison avec *Boveria subcylindrica var. concharum* 119
CH. VII. — LA MÉIOSE CHEZ LES INFUSOIRES CILIÉS 134

Pages

Ch. VIII. — L'appareil nucléaire des Euglènes.
I. Le noyau au repos et sa division, d'après Dangeard 138
II. La structure au repos et pendant la division dans les noyaux du type A : *a*, structure au repos ; *b*, pendant la division 140
III. La structure au repos et pendant la division dans les noyaux du type B : *a*, structure au repos ; *b*, pendant la division 148
IV. Le chondriome et la nutrition des Euglèniens 152
Ch. IX. Comparaison du noyau des euoléniens avec le micronucléus des paramécies 156
Ch. X. L'appareil nucléaire des Cyanophycées. Espèce A ; espèce B ; espèce C ; Cyanophycinkörper ; discussion 157
Ch. XI. — Conclusion 168
Index bibliographique 173
Explication des Planches 175

INTRODUCTION

Le point de départ de ce travail a été uniquement l'étude des divisions du micronucléus chez *Paramecium caudatum* pendant la conjugaison.

Parmi les trois divisions qui précèdent la copulation, les deux premières sont considérées depuis assez longtemps comme équivalentes des deux mitoses de maturation des métazoaires. Par leur intermédiaire, se réaliseraient chez les Ciliés des phénomènes réductionnels comparables à ceux qu'on trouve chez les Métazoaires. Il y aurait aussi une véritable méiose, et il ne s'agirait plus que d'établir laquelle entre la première et la deuxième division qui précèdent la copulation, présente le mécanisme méiotique qui fait tomber le nombre normal des chromosomes au nombre réduit.

Le micronucléus étant ici de plus grande taille que dans les autres infusoires, j'avais espéré mener à bien, pour cette espèce, une étude du genre de celles qu'on a faites en si grand nombre chez les Métazoaires, pour l'ovogénèse ou la spermatogénèse. Au début, je ne doutais pas de retrouver, dans les divisions qui précèdent la copulation, les mêmes phénomènes nucléaires que ceux que l'on a signalés chez les animaux plus élevés ; je trouvais même alors fort naturel que les paramécies fournissent une démonstration de plus de la vérité du schéma hétéro-homéotypique.

Chez *P. caudatum*, en particulier, le mémoire de Calkins et Cull (**1907**), qui donne des renseignements très détaillés, incline dans un tel sens. D'après ce travail, la première division serait absolument identique à celle qu'on décrit chez les Métazoaires et les Végétaux inférieurs sous le

nom de mitose hétérotypique. Or, celle-ci se fait partout sur le nombre réduit des chromosomes, nombre qui apparaît dès le début de sa prophase.

Il s'ensuivrait donc que, chez *Paramecium*, le nombre réduit apparaîtra dès la première des divisions qui précèdent la copulation.

Mais chez d'autres ciliés, d'autres auteurs montrent, au contraire, que la première division présente le même nombre de chromosomes que les divisions qui suivent la copulation ; elle n'est donc pas réductrice. Et ils admettent, sans toutefois le prouver, que le nombre réduit apparaît à la seconde division, et que c'est elle la réductionnelle.

Une telle divergence dans les résultats est bien singulière pour un groupe aussi restreint, aussi homogène que les infusoires ciliés : surtout qu'il est maintenant prouvé, depuis l'hydre jusqu'à l'homme, que la méiose apparaît toujours à la prophase de la première mitose. N'est-il pas vraisemblable d'admettre que des erreurs d'observation, d'un côté ou de l'autre, sont la cause d'un tel écart entre les diverses descriptions chez des espèces différentes. Cela est d'autant plus possible que deux causes d'erreur accompagnent constamment l'observateur, dans cette matière chez les infusoires : l'une tient d'abord à la petitesse de l'objet et surtout, comme nous le verrons, à son manque de définition ; l'autre vient de ce qu'en travaillant, on ne cesse peut-être pas assez de penser aux mitoses de maturation des êtres plus élevés et qu'on ne quitte pas facilement l'espoir de retrouver ici les principaux stades de ces mitoses.

Cette dernière impression m'a surtout été causée par la lecture du mémoire de Calkins et de Cull ; et c'est une des raisons pour lesquelles j'ai repris d'une façon détaillée l'observation des divisions précopulatoires de *Paramecium*. J'ai pris l'attitude la plus objective possible, en me défendant de vouloir à tout prix annexer la maturation chez les infusoires à la question des chromosomes chez les animaux élevés.

Ceci étant acquis, je fus entraîné, par l'étude des divisions consécutives à la copulation, à suivre de près la différenciation des futurs macronucléi, à partir de la forme micronucléus. Ensuite, mes préparations m'en faisant l'invitation, j'ai décrit dans des macronucléi de paramécies, qui provenaient de la première ou de la seconde division de scissiparité, une formation spirémateuse, à ma connaissance, pas encore signalée ; cela constitue la matière de mon chapitre IV. Enfin, j'ai consacré plusieurs pages à la description de quelques types de structure des macronucléi en plein fonctionnement ; puis, à des formations macronucléaires, aussi

intéressantes que peu expliquées, déjà signalées par MITROPHANOW et par son élève KUDELSKI.

Tandis que je poursuivais l'étude de l'appareil nucléaire des paramécies, une culture de *Colpidium truncatum* que j'avais vint à conjuguer. J'étendis alors mes recherches aux noyaux de cet autre cilié. Si *Paramecium* doit être considéré comme un type où le micronucléus ne montre pas de formations chromosomiques, *C. truncatum* est au contraire un type à chromosomes. J'avais beaucoup compté sur cet infusoire conjugué pour élucider quelques points intéressants, en particulier celui de savoir si la méiose des ciliés est un phénomène vraiment numérable ; malheureusement, je n'ai pu réunir assez de stades pour faire une étude complète et je n'ai pu tirer avantage que de la première division.

Le reste du mémoire est consacré à l'étude du noyau des Euglènes au repos et en division, et à celle de l'appareil chromatique qui semble tenir lieu de noyau chez les Cyanophycées. Cette deuxième partie surprendra peut-être par les rapprochements qu'on y trouve ; on se demandera comment j'arrive à allier des recherches sur le micronucléus des infusoires à des observations cytologiques sur les algues bleues.

Mais la réunion des ciliés, des euglènes et des cyanophycées dans un même titre est justifiée par le fait que, sous toutes les formes nucléaires rencontrées chez ces trois groupes, on peut retrouver le même type morphologique au moment de la division. Ce type est d'ailleurs très simple ; plus voisin. certes, de la division directe que de la mitose.

MATÉRIEL ET TECHNIQUE

Les paramécies en conjugaison proviennent d'un lot récolté dans les eaux vaseuses, si richement peuplées, du bois de la Deûle, et conservé dans un bac de verre au laboratoire. Après une quinzaine de jours, elles s'étaient multipliées en si grand nombre qu'elles formaient une bande blanchâtre, juste sous le niveau de l'eau et sur une longueur de cinquante centimètres. Prises à la pipette et transportées dans un petit cristallisoir contenant un peu d'infusion de foin, elles se sont conjuguées pour la plupart le lendemain ou le surlendemain. C'est alors qu'elles ont été tuées au liquide de Tellyesniczky. Une partie a été colorée à l'hémalun

et montée au baume, mais dans une petite quantité de baume, d'ailleurs assez liquide. C'est un procédé très ancien qui a été critiqué par CALKINS et CULL (1907) et qui mérite en partie leurs critiques. Mais on aurait le plus grand tort de le rejeter et même son emploi doit encore être vivement conseillé. Si on a soin de bien laisser mûrir les préparations, il fournit des résultats précieux, et, employé comme il a été dit plus haut, permet l'usage des plus puissants objectifs. Lorsqu'il s'agit de voir le micronucléus dans sa totalité, il est le seul à donner des renseignements certains ; il m'a rendu de grands services dans l'étude de l'élément chromatique du micronucléus considéré dans son ensemble. Une autre partie des paramécies fixées a servi à la confection des coupes qui furent colorées à l'hématoxyline ferrique-éosine ou au Magenta-lichtgrün ; les coupes ont surtout été utiles pour l'analyse de détails structuraux.

Les couples de *Colpidium truncatum*, obtenus par surprise, proviennent d'une infusion de cresson qui, n'ayant pas donné ce qu'on en attendait, avait été abandonnée. Ces infusoires furent également fixés au Tellyesniczky ; puis, tous colorés à l'hémalun et montés dans le moins de baume possible, et très liquide, de façon à permettre l'emploi de l'objectif Apochrom. 1,5 mm. de Zeiss.

Les Euglènes furent recueillis, à plusieurs reprises, dans certains endroits des fortifications et dans un ruisseau fangeux qui traverse une partie du champ de manœuvres de Ronchin et où pullule aussi *Tubifex rivulorum*. Ceux qui furent fixés au sublimé acétique, ou à l'alcool à 90°, furent colorés à l'hémalun ou au carmin alunique, et montés *in toto* dans le baume. Ceux qui furent fixés au Flemming furent débités en coupes de 2 à 4 μ, après enrobage au collodion-paraffine et colorés à l'hématoxyline ferrique. Quant à la fixation, elle fut faite de 10 heures à 11 heures du soir, ainsi que le recommande DANGEARD, car c'est à ce moment qu'a lieu la division.

Les Cyanophycées se développèrent au laboratoire même où elles avaient été apportées avec un fond boueux, riche en *Chromatium*, provenant de l'installation pour l'épuration des eaux d'égout à la Madeleine. Différents lots furent fixés au sublimé acétique, à l'alcool à 90° ; d'autres furent traités par le Flemming. La plupart des coupes furent faites à 2 et à 3 μ.

Chapitre Premier

PREMIÈRE DIVISION DU MICRONUCLÉUS DE PARAMECIUM CAUDATUM

a. Morphologie du micronucléus au repos

Le micronucléus, à l'état de repos, est un petit globule de forme ovoïde et dont la substance paraît être très dense. On l'oriente facilement, si l'on tient compte que l'une de ses extrémités représente nécessairement l'un des pôles de la figure de division. Cette extrémité sera appelée l'extrémité polaire ; c'est en général la plus arrondie ; l'autre s'appellera antipolaire, elle est plus pointue ; c'est elle qui était en continuité avec le boyau connectif de la figure de division.

Fig. I. Micronucléus résultant d'une division végétative toute récente (× 1100).

Les préparations d'individus montés en entier, même les mieux colorées, ne donnent pas une idée suffisante de la structure fine du micronucléus au repos. Même pas celles d'individus en train de scissiparer ; la figure I montre ce que l'on peut voir, dans ces conditions, sur un *Paramecium* en train de se diviser. La séparation des deux micronucléi n'est pas achevée ; un long boyau grêle les réunit encore, cependant que le macronucléus commence seulement à s'étirer. Chaque micronucléus montre alors, à son extrémité polaire, une petite masse réfringente, hémisphérique et qui peut être aussi conique et allongée ; elle ne prend pas l'hémalun ; c'est le *division center* de Calkins et Cull (1907). Le reste du futur micronucléus est constitué par une substance fondamentale, ayant les mêmes réactions colorantes que le centre de division, et dans laquelle sont disposés parallèlement les uns aux autres un grand nombre de filaments chromatiques, étroitement serrés en un faisceau conique qui se continue plus ou moins loin dans le boyau connectif. Ces filaments semblent tous se terminer, du côté polaire, à peu près au même niveau, sous la masse homogène du centre de division ; et leurs terminaisons paraissent libres, c'est-à-dire qu'elles ne se recourbent pas, ni ne se fusionnent.

Voilà ce que montre un micronucléus à la fin de la division ordinaire ; mais on peut étudier la structure du micronucléus dans des conditions

meilleures ; il suffit d'avoir recours aux coupes pratiquées dans des individus qui proviennent des divisions postérieures à tous les phénomènes de conjugaison. Les figures II et III montrent les aspects très voisins sous lesquels le noyau se présente au repos. Dans la figure II, le premier dessin représente un noyau examiné d'en haut, avec l'élément chromatique vu à travers le centre polaire. Dans les autres dessins, le centre polaire est visible sous la forme d'une calotte hémisphérique, plus ou moins élevée, qui se colore en rose par l'éosine, en vert par le lichtgrün. Puis, en descendant vers la région antipolaire conique, on trouve autour du noyau une auréole vivement colorée par l'hématoxyline et qui est composée de terminaisons en boucles. Dans le troisième dessin, il semblerait que l'on ait affaire à de véritables chromosomes bien individualisés, ayant la forme de bâtonnets, un peu recourbés ou d'anses régulières pourvues d'un fort calibre ; d'autant plus que les terminaisons libres de ces formations chromatiques apparaissent nettement sur le flanc du noyau et qu'elles ne se continuent, vers l'extrémité polaire, que par de très minces filaments fort ressemblants à ce que seraient des fibres de linine, et prenant comme elles la coloration de l'éosine. Mais dans d'autres noyaux, comme celui du deuxième dessin, l'aspect est déjà différent ; on trouve encore des parties plus fortement colorées, immédiatement sous le centre polaire, mais les anses trapues de plus haut sont fragmentées en plusieurs tronçons, et, s'il persiste des anses complètes, elles sont plus rares. Par contre, ce qui semblait être des fibres achromatiques, dans le troisième dessin, se trouve ici sous l'aspect d'éléments granuleux, fortement colorables par l'hématoxyline, qui forment des séries linéaires moniliformes descendant jusqu'à l'extrémité antipolaire. Autrement dit, on trouve ici la preuve qu'il n'existe pas de chromosomes indépendants, mais qu'il y a une continuité morphologique indiscutable entre les parties filamenteuses épaissies et celles qui sont amincies comme de véritables

FIG. II. Micronucléi au repos (× 2400).

FIG. III. Micronucléus à structure pseudo-granuleuse (× 2000).

fibres achromatiques. D'autre part, en dehors de la couronne plus colorée de la région polaire, il n'est pas rare de voir des anses largement étalées dans la région moyenne et tournées du côté de l'extrémité antipolaire. Tout cela fait que, dans un micronucléus au repos, on se trouve plutôt en présence d'un filament continu, d'une sorte de peloton unique, pourvu de boucles régulièrement ordonnées par rapport aux deux pôles, et non d'un certain nombre de chromosomes indépendants.

Parfois encore (fig. III), dans des micronucléi moins colorables que les précédents, on trouve, sous la calotte polaire, beaucoup de grains très colorés, tandis que le reste du micronucléus est constitué de légères traces filamenteuses et de très fins granules. J'ai pu reconnaître que les grains très colorés sont simplement les tronçons de coudes, comme on en voit dans la figure II et qui se seraient fragmentés ; chaque courbure polaire comprend quatre ou cinq de ces grains. Il ne faut donc pas croire que chacun représente une extrémité polaire épaissie de chromosome individualisé. Il semble pourtant que cette opinion a été le point de départ des observations de CALKINS et CULL (1907), au moins si l'on s'en rapporte à leur figure 35.

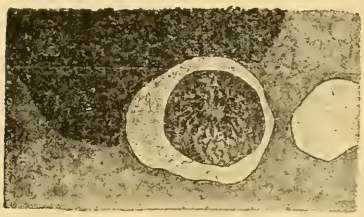


FIG. IV. Micronucléus au début de la première division de conjugaison (× 800).

Il était important d'établir de la façon la plus approfondie possible la structure du micronucléus au repos. Car, si l'on n'a pas vu de boucles dans un tel noyau, mais au contraire des filaments indépendants et régulièrement parallèles, on n'aura guère l'idée de s'arrêter aux boucles visibles dans les stades ultérieurs, et les filaments paraîtront toujours sous la forme de bâtonnets plus ou moins longs, et indépendants les uns des autres.

b. Préparation du micronucléus à la première division

Ainsi constitué, voyons ce que le micronucléus devient dès le début de la conjugaison. Il commence à gonfler et se transforme en une petite sphère régulière qui s'écarte légèrement du macronucléus. Avec la coloration à l'hémalun, le centre polaire n'est guère visible et l'ensemble du noyau prend une coloration assez terne ; mais il existe toujours, circulant tantôt à la surface, tantôt en profondeur, des filaments granuleux con-

tournés qui décrivent des boucles arrondies dans la substance fondamentale du noyau, très finement grenue ; on a l'impression d'un peloton très replié sur lui-même, très allongé, et dont certaines parties du parcours, seules, présentent un calibre assez fort pour être révélées par la coloration. Les figures IV et V correspondent à ce stade ; elles paraissent un peu schématisées du fait que les parties les mieux visibles ont été seules représentées. Comme le peloton est très dense, il est d'ailleurs impossible d'en donner une image complète.

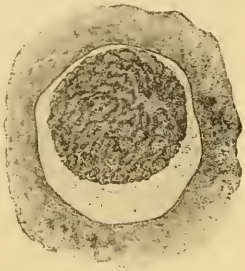


FIG. V. Micronucléus au début de l'accroissement (× 1500).

Le noyau continue à grossir, sans doute par acquisition d'une plus grande quantité de substance achromatique qui correspond peut-être à une hydratation progressive. Quoi qu'il en soit, les différentes spires du filament s'écartent peu à peu et deviennent plus visibles. En même temps, l'extrémité conique antipolaire devient plus pointue (fig. VII et VIII), et le filament se colore maintenant plus uniformément ; il présente un vague aspect d'alvéolisation et circule encore en décrivant beaucoup de détours dans la masse nucléaire ; mais il y a tendance à une régularisation de son parcours et ses nombreuses branches recommencent à être tendues d'un

FIG. VI. Figure d'ensemble montrant la position du micronucléus par rapport à celle du macronucléus au début du gonflement (× 400).

FIG. VII. Micronucléus en marche vers le stade du croissant (× 1800).

pôle à l'autre. C'est dans cet état qu'il va fournir l'allongement si caractéristique de la préparation à la première division.

Au cours de l'accroissement, on rencontre un stade très particulier auquel se rapporte la figure VIII.

Le noyau a la forme conique légèrement incurvée. Sur les flancs, on trouve sept ou huit bandes très épaisses circulant d'une façon irrégulière

et donnant aussi des boucles. Elles se colorent fortement par l'hématoxyline en fer et ont un aspect déchiqueté, granuleux. En dehors de ces bandes épaisses et à parcours peu étendu, le noyau comprend encore une partie filamenteuse où le filament est très grêle et très contourné de façon à simuler un grand nombre d'anastomoses. Mais, l'attention est surtout retenue par les quelques grosses bandes irrégulières. Comment les interpréter? Sont-ce des épaississements du filament localisés dans une région donnée, des sortes de chromoplastes allongés dûs à l'accolement de plusieurs branches ou à l'accumulation de la substance chromatique dans certaines régions au détriment du reste du filament. Ceci est très possible et ne serait qu'une répétition de ce que l'on a dans un micronucléus au repos, comme on l'a vu plus haut, quand la substance chromatique reflue vers la région polaire.

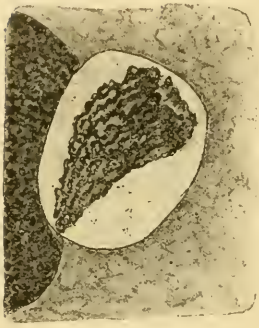


FIG. VIII. Le micronucléus commence à se courber en s'allongeant (× 1500).

L'accroissement du micronucléus se fait, semble-t-il, exclusivement par l'extrémité antipolaire. En tous cas, la région polaire subit peu de transformation pendant longtemps, tandis que la région opposée ne cesse d'avancer et de s'enfoncer dans le cytoplasme. Dans les colorations à l'hémalun, le centre polaire n'étant pas visible, on obtient des aspects singuliers dont quelques-uns ont été représentés dans les figures X et XI. Dans la figure XI en particulier, nous voyons une large encoche qui correspond à l'emplacement du centre de division; l'aspect déchiqueté de cette encoche est dû à ce que les parties filamenteuses sont écartées les unes des autres et que leurs terminaisons du côté polaire siègent à des niveaux différents. Je signale aussi dans ces stades le nombre relativement peu élevé des filaments et leur épaisseur.

FIG. IX. L'appareil nucléaire au début de l'accroissement (× 400).

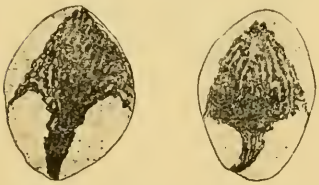


FIG. X. Deux micronucléi en train de se recourber; la pointe recourbée recouvre le centre de division, déjà volumineux, qui n'est pas représenté (× 800).

Le stade de la figure XIII est aussi très intéressant. On y voit un micro-

nucléus en pleine croissance affectant la forme d'une flèche. La partie chromatique est séparée de la membrane nucléaire qui est fort nette et d'une épaisseur relativement considérable. La substance achromatique est déjà fort abondante ; quant à la substance qui se colore, elle se montre, sous l'aspect de branches filamenteuses orientées parallèlement et dans le sens de la longueur du micronucléus.

Fig. xi. Deux autres micronucléi sensiblement au même stade (× 800).

Dans l'extrémité pointue, on trouve un certain nombre de boucles fermées et d'angles très aigus formés par le reploiement du filament, les deux branches de ces boucles sont extrêmement rapprochées et les boucles elles-mêmes sont fortement serrées les unes contre les autres ; d'où une coloration plus vive de cette partie du noyau. Dans le milieu, on rencontre une ou deux boucles mollement étalées sur les autres branches filamenteuses très tendues. Puis, en se rapprochant de l'extrémité antipolaire, on trouve toute une rangée de coudes plus ou moins aigus situés sensiblement au même niveau. Enfin, tout à fait dans le fond de la région polaire, s'insérant même sur la paroi nucléaire, il y a quelques autres coudes très aigus, dont les branches sont fortement étirées, donc très minces. En somme, malgré la tension considérable exercée sur la partie filamenteuse d'un tel noyau, on reconnaît partout des terminaisons en boucle,

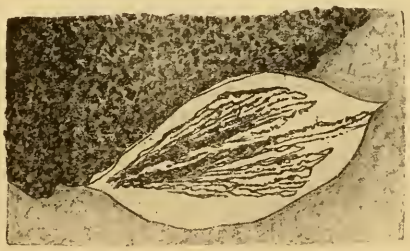


Fig. xii et xiii. Deux micronucléi pendant l'allongement ; leur position contre le macronucléus (× 1200).

c'est-à-dire qu'il ne semble pas y avoir d'extrémités libres et que le filament est probablement un dans toute sa longueur.

Ce qui caractérise encore ce stade, c'est que dans la région moyenne du noyau les filaments parallèles sont souvent groupés en deux faisceaux, entre lesquels règne une bande de substance achromatique. La figure xi (dessin de droite) se rapporte à une pareille disposition, mais ici le noyau

a été vu et dessiné par la région antipolaire. La substance filamenteuse chromatique est séparée en deux groupements latéraux, tout comme si, dans la réalité, le micronucléus était de nature double, ou plutôt comme s'il était en train de s'inciser et de s'ouvrir (voir aussi fig. XIII). Dans une note à l'Académie des Sciences, datée de 1911, j'avais décrit le micronucléus comme s'entrouvrant ainsi réellement, après s'être incisé ; et j'avais considéré que les deux branches obtenues, en s'écartant progressivement et en se recourbant, finissent par donner cette forme énigmatique du croissant dont je vais bientôt parler. Cette explication hypothétique de la formation en croissant était intéressante et j'avais cru, un moment, pouvoir, grâce à elle, fournir une interprétation plus satisfaisante de la structure du noyau de *Paramecium*, mais un examen plus judicieux l'a condamnée.

c. Stade du croissant

Le micronucléus poursuit son développement dans le sens de la longueur et en même temps il s'incurve peu à peu, comme s'il allait contourner le macronucléus tout proche (fig. XIV). Sa structure ne change pas, si ce n'est que la partie filamenteuse s'étire de plus en plus ; en outre,

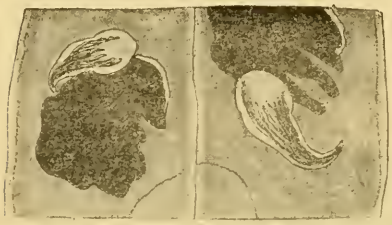


FIG. XIV. Micronucléi en forme de corne (× 400).

FIG. XV. Micronucléus sur le point de donner le croissant (× 1200).

le parallélisme des branches commence à s'altérer, elles s'entre-croisent et ceci est dû sans doute au mouvement particulier qu'opère alors le noyau (fig. XV). CALKINS et CULL (**1907**) ont donné de bons dessins et des photographies de ces transformations, il est inutile d'en reprendre la description. Un fait important, bien mis en évidence par ces auteurs, est le déplacement de la masse du centre de division le long du micronucléus en forme de corne. Il est d'ailleurs difficile de dire s'il s'agit réellement d'un déplacement de ce centre polaire, ou bien de la croissance soudaine de la région polaire qui répète, pour son compte, ce qu'a fait auparavant l'extrémité antipolaire ; elle devient à son tour une sorte de

corne fine recourbée du même côté que cette dernière. Et le centre polaire reste localisé sur son dos, où il s'élargit. Bref, on aboutit rapidement à une forme très caractéristique en croissant, telle qu'on peut la voir dans la figure XVI. Les deux extrémités renferment la substance chromatique filamenteuse, dont l'aspect est maintenant celui d'une sorte de réseau, dû à l'entre-croisement des filaments plus qu'au développement d'anastomoses compliquées comme le pensent CALKINS et CULL (voir leurs figures 38 et 39). Dans la région moyenne, on ne trouve guère que la substance achromatique, encore renforcée par la masse du centre de division, qui occupe maintenant la partie convexe du croissant ; cependant, la concavité est occupée par le même feutrage filamenteux que les deux cornes terminales.

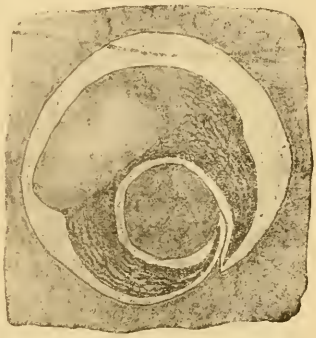


FIG. XVI. Micronucléus en croissant ; le centre de division, très gonflé, sur sa partie convexe (× 1500).

Le plus souvent, un tel croissant se développe tout contre le macronucléus, dont il circonvient parfois une extrémité. Mais dans un cas, celui de la figure XVII, les deux croissants du couple siégeaient dans le cytoplasme, à une distance appréciable des macronucléi.

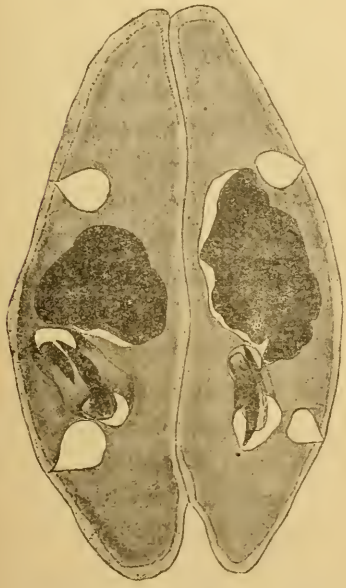


FIG. XVII. Couple montrant les deux micronucléis en croissant, éloignés du macronucléus (× 350).

La formation en croissant n'a lieu que chez un nombre restreint d'infusoires, elle ne peut donc être considérée comme étant d'un grand intérêt. Cependant, elle n'en est pas moins très singulière ; elle ne paraît pas devoir trouver son explication dans la division du noyau elle-même ; bien qu'il soit difficile de l'envisager comme tout à fait contingente, on est malgré soi porté à en faire une complication très secondaire, provoquée non par les causes intrinsèques de la division nucléaire, mais par d'autres causes qui survien draient à ce moment et qui peut-être paralysent les premières. Peut-être bien que la production du croissant est un retard apporté à la

division dont il paraît enrayer l'accomplissement pendant un certain temps. Pour ma part, j'attribuerai ce stade à des actions qui siègent dans le cytoplasme et qui sont conduites dans chaque infusoire par des formes venues de son conjugué. Peut-être même n'y a-t-il là qu'un changement survenu dans les seules conditions physiques. Au reste, il ne semble pas qu'il se fasse de grandes transformations dans la substance chromatique pendant le stade du croissant ; j'y vois surtout une augmentation considérable de substance achromatique.

La durée du croissant est indéterminée, mais au bout d'un certain temps, il perd peu à peu sa forme de double corne amincie. De proche en proche, il devient ovoïde et on peut obtenir tous les stades de cette sorte de transformation régressive du micronucléus, jusqu'à ce qu'il devienne une masse encore incurvée sur le pourtour du macronucléus, avec une extrémité plus étroite et recourbée et une autre, volumineuse et arrondie. Calkins et Cull, qui ont bien étudié l'évolution du croissant, admettent qu'il se produit alors un changement dans l'orientation des parties du micronucléus. Ainsi, la partie convexe du croissant gonflerait, et elle s'étalerait, non dans le plan qui contient les deux cornes, mais dans un plan perpendiculaire à ce dernier. En sorte qu'il se produirait un changement d'axe de 90°.

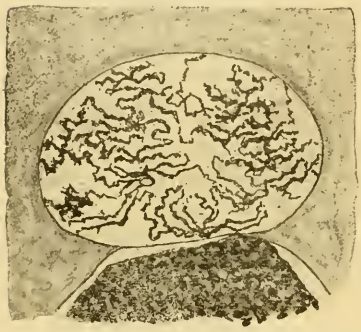


Fig. XVIII. Micronucléus à la fin de l'accroissement. Peloton noué formant de pseudo-dyades (× 1800).

Voyons maintenant quelle est la structure du contenu du micronucléus à la suite de la formation en croissant, quand le micronucléus redevient un ovoïde. Le noyau de la figure XVIII, volumineux au point d'égaler presque le tiers du macronucléus, renferme un élément filamenteux dont le parcours est très irrégulier ; il représente une suite de boucles capricieuses décrivant elles-mêmes de nombreux zigzags difficiles à suivre. Cet élément filamenteux est loin de remplir toute la cavité nucléaire et de grands espaces y restent incolores. D'autre part, une observation plus appliquée montre qu'il n'est pas uniformément réparti ; en un certain nombre d'endroits, il se pelotonne, s'embrouille et détermine ainsi autant de groupements, de nœuds compliqués où il se croise soi-même plusieurs fois et fournit des boucles de plus en plus serrées. En même temps, dans

ces endroits, le calibre du filament s'épaissit et donne des parties plus colorées. Il arrive même que deux parties plus colorées se croisent l'une l'autre ; on a alors l'impression d'être en présence de dyades hétérotypiques de Métazoaires. En un endroit, en particulier, on voit une formation trapue simulant une croix, qui a été décrite un grand nombre de fois à la fin de la prophase hétérotypique de certains animaux ; mais cette croix n'est pas isolée et se trouve rattachée par plusieurs endroits à l'ensemble filamenteux. En d'autres, une partie du filament donne l'impression la plus nette d'une dyade, telle que j'en ai décrit et représenté chez une annélide tubicole, *Sabellaria spinulosa*. Les deux branches croisées semblent correspondre à des dyades strepsitènes en train de se raccourcir. Mais l'observation détaillée montre que ces branches sont en continuité avec celles d'autres formations identiques ; et, en effet, toujours on voit un ou deux longs filaments colorés, traverser la cavité nucléaire et se rendre de groupement en groupement.

FIG. XIX et FIG. XX. Deux micronucléi d'un même couple à la fin de l'accroissement (× 800).

Les deux figures XIX et XX se rapportent à des micronucléi sensiblement au même stade et où il est impossible de douter de la continuité du filament chromatique. Celui-ci est encore très contourné et décrit de grands angles dans la cavité du noyau. Son calibre est égal partout, sauf dans une extrémité du noyau, où il s'épaissit et devient épineux. Sa structure est la même que dans le cas de la figure XVIII, il paraît alvéolisé sur toute sa longueur.

CALKINS et CULL (1907) ayant signalé à ce stade la présence de chromosomes courts et bivalents à l'intérieur du micronucléus gonflé, j'ai recherché soigneusement de pareilles formations sur cinq couples, c'est-à-dire dix noyaux ; et les figures précédentes montrent le résultat de mon étude. En somme, en aucun cas, je n'ai vu que la substance chromatique, réticulaire ou filamenteuse, donnait naissance, à un certain moment, à de pareils chromosomes. Des trois figures XVIII-XX, la première semble, au premier abord, être favorable à la description des auteurs américains. En effet, il n'y manque pas de traces chromosomiques rappelant les formes connues des chromosomes de la période d'accroissement des métazoaires. Quand j'observai pour la première fois le noyau qui correspond à cette figure, je ne manquai pas d'être frappé par la ressem-

blance ; en mettant au point de certaine façon, je rencontrai dans chaque coupe optique deux ou trois aspects de telles dyades. Et pendant longtemps, imbu que j'étais de la nécessité de leur existence à ce stade, j'admis que j'avais affaire à de véritables chromosomes bivalents. Mais un examen plus serré me fit apercevoir les faits de la façon décrite plus haut. Les pseudo-dyades correspondent à des coudes d'un filament sans doute unique, qui se croise un certain nombre de fois et parfois s'épaissit au niveau des croisements.

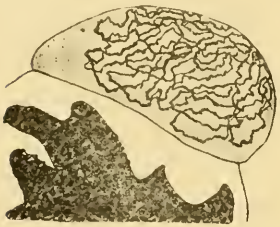


Fig. XXI. Même stade que dans les figures précédentes (× 1200).

Nous n'avons donc pas devant nous de véritables dyades, mais seulement des nœuds plus ou moins compliqués du filament pelotonné. Le stade qui fait suite à celui-ci montre mieux encore que le contenu chromatique du micronucléus est un filament unique et non pas un nombre élevé de chromosomes indépendants. Les figures XXI, XXII et XXIII représentent un tel stade ; le filament se tortille considérablement, il est très étiré et moniliforme. Le micronucléus a alors acquis une très grande taille et, comme je l'ai dit déjà, il est égal au tiers du macronucléus [1].

Une fois, il m'est arrivé de distinguer dans de tels noyaux les indices, d'ailleurs légers, d'un clivage longitudinal du filament (fig. XXIII). Celui-ci paraissait double, en effet, sur une bonne partie de son parcours ; et, dans certains endroits, les deux filaments obtenus, quoique parallèles, étaient déjà fort écartés. S'il existe réellement une division longitudinale dans la première division, elle est ici localisée. Mais je ne puis affirmer quelle existe [2]. Elle aurait lieu quand le micronucléus a atteint son plus haut degré de croissance, de telle sorte que le clivage se ferait sur un filament déjà très aminci, et les deux moitiés longitudinales obtenues seraient extrêmement ténues.

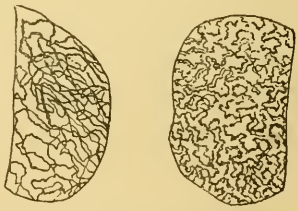


Fig. XXII et XXIII. Deux autres micronucléi appartenant à un même couple à la fin de l'accroissement : dans la figure XXIII, peu de temps avant la formation d'une plaque nucléaire (× 800).

1. Maupas (1889) s'était vivement intéressé à la croissance considérable du micronucléus de *P. caudatum* et aussi à sa surprenante rapidité. Il calculait que le micronucléus est devenu environ huit fois plus volumineux ; cet accroissement se ferait, d'après lui, aux dépens du cytoplasme, par endosmose de substances à l'état de dissolution.

2. Après avoir été un moment favorable à l'existence d'une telle fissuration longitudinale, je le suis beaucoup moins. J'ai en effet revu la préparation qui était intéressante à cet égard. A la vérité, les indices que j'avais cru trouver sont bien vagues et ne permettent pas d'interpréter les faits comme je l'avais fait tout d'abord.

A partir de ce stade, le noyau devient de plus en plus ovoïde et il décroît légèrement en volume. Parfois, la masse filamentcuse s'accumule dans la région moyenne de l'ovoïde nucléaire (fig. XXIV), mais des boucles et des sommets en V siègent encore aux extrémités. Puis, on assiste à un allongement des boucles dans un sens donné et le nombre de celles-ci est considérable ; les angles disparaissent et les boucles sont toutes arrondies. Il semble aussi que le calibre du filament s'épaississe. L'aspect général de tels noyaux a été reproduit dans la figure XXV qui correspond sans doute aux photographies 7 et 8 de CALKINS et CULL. D'après ces auteurs, ce stade comporterait des chromosomes individualisés ; j'y ai toujours vu, au contraire, un peloton unique, ne montrant pas de solution de continuité. D'ailleurs, dans leur photographie 7, il semble bien que l'existence d'un tel écheveau ne peut faire de doute. L'étude de tels stades sur des coupes minces, et non sur des individus montés en entier, est certainement cause de la divergence entre leur opinion et la mienne. Mais je me suis assuré dans des coupes, où l'élément filamenteux se colore très vivement par l'hématoxyline, que le peloton est unique ; les tronçons chromatiques qu'on trouve doivent leur origine à la rencontre du peloton par le rasoir.

FIG. XXIV. Micronucléus pendant la formation de la plaque nucléaire de la première division (× 800).

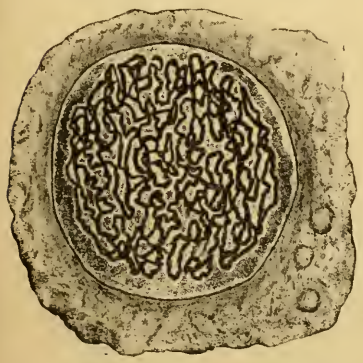


FIG. XXV. Formation de la plaque nucléaire ; peloton continu (× 1800).

Le passage du stade précédent à celui de la plaque nucléaire n'a pas été observé. Mais la constitution de celle-ci permet de reconstituer avec quelque certitude cette partie de la prophase.

d. Stade de la plaque nucléaire

Il existe une sorte de plaque équatoriale, mais elle est très différente de celle qui s'organise à la métaphase des mitoses véritables. Aussi est-il préférable de l'appeler *plaque nucléaire*. Ce qui frappe tout d'abord, c'est la diminution de taille du noyau, lequel devient en outre plus réguliè-

rement sphérique ; ou mieux, il s'élargit dans le sens équatorial en même temps que les deux pôles montrent une tendance à devenir légèrement coniques (fig. XXVI). Bref, on obtient une sorte de sphère polarisée. D'autre part, il y a indication plus nette d'une bande équatoriale où se localise la coloration ; cette bande résulte de ce que le contenu filamenteux du noyau s'est concentré tout d'un coup à l'équateur ; à ce moment, du reste, on constate une contraction nucléaire générale qui ramène le noyau à des dimensions moindres. De part et d'autre de la plaque équatoriale colorable, se trouve maintenant un large espace clair renfermant un nombre considérable de fibres achromatiques, régulièrement tendues dans le sens de la longueur, de la plaque transversale jusqu'au sommet des calottes polaires. Comme les fibres sont visibles depuis très peu de temps, il paraît possible de rattacher leur production au mouvement de contraction que vient de subir le noyau.

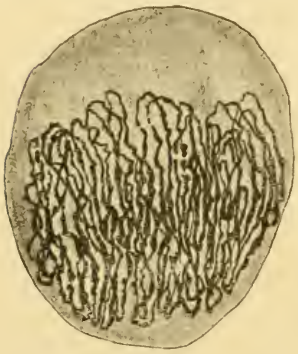


FIG. XXVI. Plaque nucléaire (× 1800).

L'étude de la plaque nucléaire elle-même demande beaucoup d'attention. Au premier abord, elle paraît constituée simplement par une rangée épaisse de bâtonnets filamenteux, orientés dans le sens de la longueur du noyau, les uns parallèles, les autres obliques. Les extrémités de ces bâtonnets paraissent plus ou moins libres et se prolongent directement avec les fibres achromatiques. Telle est l'idée que MAUPAS et R. HERTWIG s'étaient faite de cette plaque nucléaire.

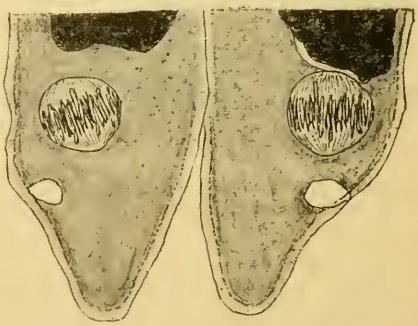


FIG. XXVII. Première division précopulatoire (× 400).

Mais l'étude plus détaillée de noyaux vus en entier conduit à une autre description. En faisant varier la vis micrométrique, on retrouve peu à peu toutes les boucles du stade précédent. Mais la plupart sont maintenant des angles aigus, si fermés que les deux branches de chacun sont presque accolées ; en sorte qu'elles donnent l'illusion d'extrémités libres plus ou moins renflées. Mais, je le répète, le changement de la mise au point permet toujours de retrouver les branches de pareilles boucles refermées. D'ailleurs, à côté de ces

dernières, il existe encore un grand nombre de boucles largement ouvertes qui permettent d'élucider la nature de celles qui le sont moins.

Il faut encore signaler que l'on trouve des boucles à tous les niveaux de la plaque nucléaire, particulièrement dans le plan équatorial où elles s'allongent horizontalement, avec des branches souvent très rapprochées. La figure XXVI montre quelques-unes de ces boucles filamenteuses. La figure 50 de CALKINS et CULL que je reproduis ici (figure XXVIII) se rapporte à un stade identique ; j'ai souvent rencontré de pareils aspects dans mes préparations et j'ai pu constater que le dessin de ces auteurs est tout à fait exact. Cependant, nous verrons, plus loin, que l'interprétation fournie par eux est différente de celle que je propose.

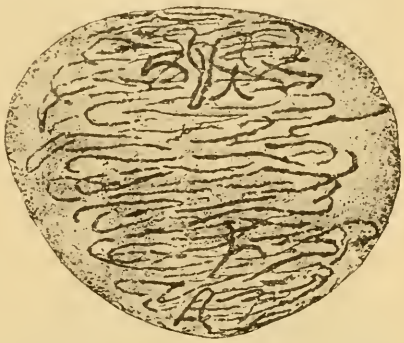


FIG. XXVIII. Reproduction de la figure 50, Planche 16, de *Calkins et Cull* (× 2000).

Parfois, une boucle très fermée croise ses branches, à peu de distance d'elle, et les branches divergent ensuite considérablement. Cela peut se présenter pour deux boucles opposées, d'où la présence dans la plaque nucléaire d'entre-croisements qui donnent des formations en losange. D'autre part, des boucles assez ouvertes peuvent se trouver très rapprochées des calottes polaires, comme si elles étaient accidentellement détachées de l'ensemble de la plaque.

En somme, lorsqu'on l'examine à l'aide d'un grossissement inter-

FIG. XXIX. Les principaux stades de l'évolution du micronucléus pendant la première division. Changement d'axe de 90° (schématique).

médiaire, la plaque nucléaire semble très régulière et on a l'impression qu'elle est formée de bâtonnets parallèles. Mais lorsqu'on l'examine à un très fort grossissement, on y découvre des aspects beaucoup moins simples ; on acquiert surtout la conviction qu'il n'y existe aucun bâtonnet libre.

J'ai décrit le plus fidèlement possible ce que l'on voit ; que faut-il penser des figures obtenues ?

Il semble bien que les plaques nucléaires sont constituées d'un filament unique. En effet, j'ai pu suivre ce dernier sur une certaine longueur, j'ai surtout vu qu'il passe sans s'interrompre de l'une à l'autre boucle. Bref, il donne l'impression de bien correspondre à la figure XXX, où la variété des branches a été rapportée avec assez de fidélité. Mais, il faut bien le dire, l'analyse ne peut être poussée plus loin, à cause du très grand nombre de boucles et à cause de l'épaisseur considérable de la plaque nucléaire.

Voici l'interprétation que je puis donner : 1° Ou bien, la plaque nucléaire est formée d'un filament unique et la division du noyau le coupe tout entier en le fauchant par le travers. Un tel partage serait le plus simple possible ; alors, les boucles détachées remonteraient au pôle comme si elles étaient de vrais chromosomes indépendants en forme d'anses. Il faudrait encore admettre, qu'une fois la division achevée, les extrémités libres de ces sortes d'anses se soudent bout à bout pour reconstituer le filament unique ;

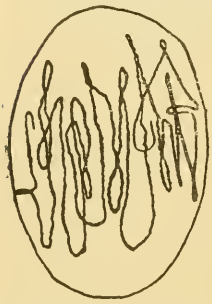


FIG. XXX. Figure montrant la constitution de la plaque nucléaire (× 1200).

2° Ou bien la plaque nucléaire possède une constitution plus compliquée. Si on se rappelle la figure XXIII marquant l'un des stades qui suivent la formation en croissant, on pourra peut-être admettre qu'un véritable clivage longitudinal entre en jeu dans la première division. La plaque nucléaire serait dans ce cas l'expression d'une division longitudinale. En effet, le clivage ayant eu lieu de bonne heure, à partir de ce moment, les deux filaments-fils n'auraient pas cessé de se séparer, en se désintriquant peu à peu l'un de l'autre. Le résultat de ce mouvement progressif serait réalisé dans la plaque nucléaire tassée, où l'on aurait deux filaments complètement individualisés et possédant un nombre égal de boucles. La chose ne serait pas apparente, à cause du nombre élevé de ces boucles, de la longueur de chaque filament et de l'épaisseur de la plaque. Mais les boucles mélangées, peut-être retenues les unes aux autres, ne tarderaient pas à glisser et à s'échapper à la faveur de l'allongement du micronucléus en un boyau de division. Un filament-fils remonterait entier, avec ses boucles plus ou moins allongées, simplifiées, vers un pôle ; l'autre filament irait dans les mêmes conditions vers l'autre pôle.

e. La première division d'après Calkins et Cull

Les auteurs américains ne paraissent pas avoir étudié spécialement la structure du noyau au repos. Ils écrivent ceci : « Peu de temps après que les deux individus se sont accolés, le micronucléus sort de sa niche et commence à gonfler. La chromatine s'accumule en une bande de gros grains autour du centre de division, tandis qu'à l'extrémité opposée le noyau paraît vide. Ensuite, les gros grains de chromatine se désagrègent et donnent de plus petits granulès qui rayonnent en séries linéaires autour du centre. Puis, le noyau s'allonge et les lignes de chromatine subissent la même croissance, en devenant de plus en plus minces. Le centre de division accroît alors sa taille, mais il est toujours distinct de la chromatine et de la membrane du noyau. Celle-ci a un pouvoir de distension considérable et passe de 8 à 65 μ. L'augmentation de taille du micronucléus continue jusqu'à ce qu'il devienne aussi long que le macronucléus et la chromatine se présente bientôt sous forme d'un réticulum ».

Fig. xxxi. Anaphase de la première division (× 400).

Comme on voit, ils ne décrivent pas de boucles dans le filament contracté du micronucléus au repos. Ils n'en ont pas remarqué non plus dans les stades de croissance. Ils ont commencé leurs observations avec des notions toutes différentes de celles qui ont fait le point de départ de mon étude.

Ils donnent une description assez complète du centre de division et de son évolution, et ils essaient d'expliquer le stade très curieux du croissant. Ce dernier est dû au reploiement du noyau sur lui-même, mais le mécanisme de sa formation est difficile à saisir ; en tous cas, il ne semble pas être en relation avec la division du centre, car celui-ci, au moment de la genèse du croissant, est encore petit, à l'une des extrémités du noyau. Le croissant serait dû à la résistance de la membrane nucléaire, au moment où les lignes chromatiques s'allongent considérablement.

Pour ces deux auteurs, le stade de croissant est le plus important de tout le processus de maturation ; car, c'est à la fin de ce stade que le centre se divise et qu'il donne les fibres du fuseau. Bütschli admettait qu'il cor-

respond au spirème des métazoaires, et C. Hamburger (1904) partage cette opinion. Quant à Calkins et Cull, ils y voient l'équivalent du *Synapsis*.

Que faut-il penser de cette opinion ? Sans doute, il y a une grande tentation à retrouver chez les infusoires tous les stades maintenant si bien connus de la longue prophase hétérotypique des métazoaires. Et l'on comprend que le besoin d'unité, qui nous pousse dans les recherches, essaie de trouver ici sa satisfaction. Mais ayant soumis les faits au plus strict examen, il ne m'a pas été permis de conclure à la façon de Calkins et de Cull. Il se peut que la première division des infusoires corresponde vraiment à la mitose hétérotypique, mais cela n'est pas prouvé. Aussi me semble-t-il très aventureux de reconnaître ici un synapsis par accolement latéral ou parasynapsis et un spirème, ainsi que le font les deux précédents auteurs.

La substance du centre de division augmente et il quitte l'extrémité du noyau, ainsi que je l'ai décrit plus haut. Les cornes du croissant ne forment pas les pôles du fuseau, mais les points opposés de la plaque nucléaire. Ces données sont exactes, j'ai pu m'en assurer ; on les trouve exprimées dans les schémas de ma figure XXIX.

C'est pendant la croissance du centre de division et pendant le changement d'axe, dont j'ai parlé dans ma description, que les deux zoologistes américains localisent l'apparition de vrais chromosomes. Pour eux, en effet, il s'en formerait d'authentiques aux dépens d'un fin réticulum chromatique contenu dans le croissant. Cela aurait lieu grâce à une division transversale des fines lignes de chromatine caractéristiques du noyau allongé. Puis, ces chromosomes se diviseraient longitudinalement ; mais, tout ceci aurait lieu longtemps avant que le fuseau soit constitué ; et on trouverait tous les stades, depuis la première apparition d'un clivage à l'extrémité des chromosomes, ce qui donne des Y et des V, jusqu'à la séparation complète. D'autre part, ces chromosomes représenteraient des éléments bivalents formés par la conjugaison parallèle des lignes chromatiques au début du croissant.

Malgré mon désir de rapprocher à mon tour cette première division de la mitose hétérotypique, je n'ai pu reconnaître la présence d'un véritable spirème, et, d'ailleurs, je n'ai observé aucun indice de conjugaison latérale. Je n'ai pas vu non plus la formation de chromosomes courts pourvus d'un clivage longitudinal ; je crois que les Y, les V, les 8 représentés par Calkins et Cull, comme des chromosomes bivalents

individualisés, doivent, ainsi que je l'ai dit déjà, leur existence au rasoir qui a traversé le noyau. Ce dernier à ce stade est volumineux et on y peut pratiquer un nombre assez élevé de coupes minces ; *le rasoir sectionne forcément un grand nombre de fois le filament chromatique entortillé* qui se trouve en suspension dans le noyau. Dans les individus étudiés en entier, on ne trouve pas ces chromosomes courts, et j'ai dit, plus haut, ce qu'il faut penser des apparences de dyades hétérotypiques que j'ai observées. Encore, les pseudo-dyades de ma figure XVIII sont-elles bien différentes des petits chromosomes des figures 42 et 46 de CALKINS et de CULL. Je pense, contrairement à ces auteurs, que le filament reste continu et que, s'il se dédouble, fait très improbable, il le fait sans se segmenter transversalement en un nombre élevé de chromosomes.

J'aborde maintenant la question de la plaque nucléaire. Pour CALKINS et CULL, elle représente en réalité l'anaphase d'une mitose ordinaire ; et *elle est constituée par les moitiés longitudinales des chromosomes courts, qui se sont détachées et opposées.* Seulement, les chromosomes courts se seraient considérablement allongés, en sorte que, maintenant, leurs moitiés se présentent sous l'aspect de longues anses grêles. Pour moi, on ne trouve pas de chromosomes individualisés dans la plaque nucléaire, mais seulement un filament très long (ou deux filaments très longs, si l'on admet la division longitudinale que j'ai proposée un peu plus haut), très contourné, pourvu de nombreuses boucles. Ce qui me ferait encore admettre la présence de deux filaments-fils dans cette plaque nucléaire, c'est le nombre considérable de boucles à ce stade ; alors, une moitié du nombre des boucles dépendrait de l'un des filaments, l'autre moitié du second filament. Mais il n'est pas possible de le montrer.

J'ai déjà parlé de la figure 50 de ces auteurs, j'ai fait remarquer sa fidélité ; mais elle ne me paraît pas favorable à leur explication. Les boucles qu'on y distingue, dans le milieu de la plaque, ne sont nullement des chromosomes en voie de dédoublement, dont la division serait en retard sur celle des autres, déjà orientées vers les pôles. En effet, un très grand nombre d'observations de pareils stades, sur des noyaux *entiers*, me permet d'affirmer qu'il n'y a pas trace de solution de continuité entre les boucles de la région moyenne et les branches des boucles polaires ; l'existence de chromosomes indépendants n'est donc pas possible ici ; tout cela appartient à un même système pelotonné qui ordonne et oriente peu à peu ses courbures et ses angles dans le sens bipolaire.

En somme, malgré les difficultés d'observation, on peut conclure que

l'interprétation de CALKINS et CULL est forcée, et que leur tentative de ramener la première division de *Paramecium* à la mitose hétérotypique ne peut réussir. D'ailleurs, l'examen des figures du début de la deuxième division va le montrer d'une façon plus probante encore.

CHAPITRE II

DEUXIÈME DIVISION DU MICRONUCLÉUS DE PARAMECIUM

a. Structure du micronucléus au début de la prophase

Dès que le boyau connectif de la première division se rompt, les deux noyaux obtenus présentent la physionomie suivante : ils sont aplatis du côté du pôle (fig. XXXII), d'une façon qu'on ne rencontre pas à un égal degré, m'a-t-il semblé, dans les autres divisions ; sur les flancs, ils sont rebondis, de telle sorte qu'ils paraissent beaucoup plus larges que les noyaux correspondants des autres divisions. Leur extrémité antipolaire se termine par une pointe courte arrondie à son sommet. A ce stade, le noyau est peu avide de colorant et rappelle à ce point de vue un stade décrit plus haut, au début de la préparation à la première division (fig. V). En effet, on trouve ici également un fond homogène, parfois très finement granuleux et un élément filamenteux un peu plus vigoureusement coloré ; l'ensemble du noyau est aussi très pâle et sa coloration est comme diffuse, non violette, mais plutôt rosée et un peu grisâtre. Parfois, tout le noyau paraît formé d'une sorte de précipité granuleux extrêmement fin, où l'on ne distingue aucun arrangement particulaire ; en somme, on croit alors avoir affaire à de la chromatine très diffuse dans la substance fondamentale nucléaire. Dans d'autres noyaux, sensiblement au même stade, on reconnaît une structure plus différenciée, malgré la faiblesse de la coloration ; de la région polaire aplatie jusqu'à la région

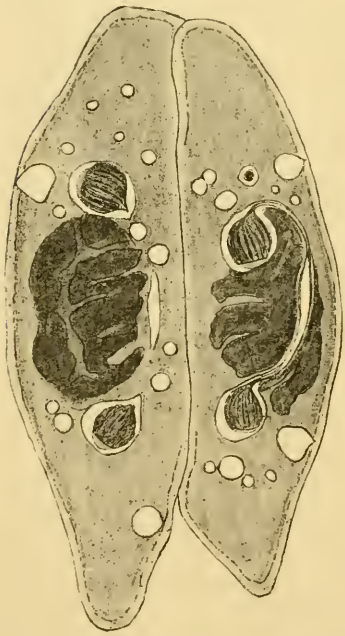


FIG. XXXII. Télophase (× 400).

opposée descendent des bandes méridiennes (fig. XXXII), assez régulières, qui sont un peu plus colorées que le fond du noyau. Dans la région polaire, elles sont écartées à égale distance les unes des autres; et dans la région antipolaire, elles convergent en obliquant et en se croisant. De plus, observées de plus près, ces bandes se révèlent quelquefois comme étant doubles ; chaque moitié apparaît comme un mince tracé plus ou moins rectiligne ou un filet tremblé. L'observation n'ayant été faite que sur des noyaux vus de profil, il n'a pas été possible de reconnaître comment ces bandes doubles se comportent dans le champ polaire, ni dans celui de la région opposée. Mais il est à prévoir que, ici comme ailleurs, ces régions sont occupées par des courbures réunissant les bandes méridiennes. Le jour où il serait prouvé que la deuxième division de *Paramecium* correspond à la deuxième mitose de maturation des métazoaires, il faudrait peut-être alors homologuer le duplicisme de ces bandes à la division longitudinale anaphasique I des auteurs. Peut-être bien aussi que le duplicisme est ici produit par le rapprochement des deux branches de chaque boucle du filament ?

FIG. XXXIII. Jeune micronucléus tout au début de la deuxième division (× 1400).

Il n'est guère possible de dire combien de temps les micronucléi gardent cette forme élargie caractéristique. Mais on voit la région polaire s'arrondir et même s'étirer en pointe ; de sorte que, maintenant, les deux extrémités sont pointues, et l'ensemble du noyau prend la forme fuselée. Alors, déjà, on constate le gonflement progressif des micronucléi.

FIG. XXXIV. Même stade ; demi-schématique (× 600).

En gonflant, ils passent peu à peu à la forme d'un ovoïde régulier (fig. XXXIII et XXXIV) ; la coloration devient plus vive et les parties colorées sont plus nettes ; on ne trouve plus cet aspect diffus du stade précédent et il n'est plus possible de retrouver les bandes qui paraissent doubles. La substance chromatique se présente sous l'aspect filamenteux qu'ont les noyaux lorsqu'ils entrent au repos ou bien qu'ils vont dégénérer. D'un pôle à l'autre, courent de nombreuses branches filamenteuses plus ou moins parallèles, très serrées les unes contre les autres ; à chaque pôle, les extrémités sont des boucles aiguës, parfois si fermées qu'elles donnent l'impression de terminaisons libres. La cause de cet état est en rapport avec le degré de contraction encore

très grand que subissent les éléments nucléaires à ce moment. D'ailleurs, même à ce stade, on peut aussi rencontrer quelques rares boucles sur le côté du noyau, dans la région moyenne.

Le stade qui fait suite à celui-ci montre un noyau plus enflé, avec un élément filamenteux plus lâche (fig. XXXV). Dans la région polaire, on voit maintenant un grand nombre de boucles déjà arrondies, uniformément rangées autour du centre ; toute cette région est vivement colorée parce que la substance filamenteuse y est plus abondante et que le calibre des filaments est plus fort que dans le reste du noyau. La région moyenne est au contraire peu colorable et n'est traversée que par de longs tractus amincis allant de l'une à l'autre extrémité du noyau. Entre la région polaire et la région moyenne, sont encore rangées un certain nombre de boucles, ce qui prouve bien que l'on peut trouver des boucles à tous les niveaux du micronucléus, en dehors des stades qui correspondent à l'anaphase. Enfin, dans la région antipolaire, on trouve des boucles assez amincies, et à ce niveau, les longs tractus filamenteux signalés dans la région moyenne, possèdent un calibre assez fort et se colorent très vivement. Cela fait que les noyaux, à ce stade, présentent deux zones plus colorées, séparées par une zone intermédiaire qui demeure très pâle.

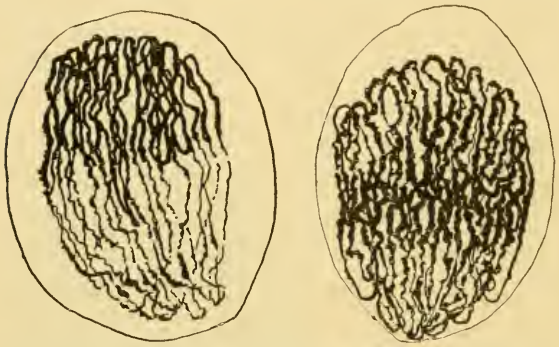


FIG. XXXV et FIG. XXXVI. Deux coupes optiques du micronucléus au début de la deuxième division ; boucles et filament pelotonné (× 2000).

b. Structure du micronucléus pendant la prophase

Puis, le micronucléus grossit encore, mais surtout sa forme s'arrondit. Les branches filamenteuses parcourant le noyau, de bout en bout, s'écartent en s'épaisissant ; la coloration devient donc régulière sur tout leur trajet. La figure XXXVI se rapporte à un tel stade ; les deux conjugués renfermaient chacun deux micronucléi ; sur les quatre, deux avaient encore la forme fuselée; le troisième est celui que je vais décrire; le quatrième était à un stade plus avancé et dont il sera question un peu plus

loin. Il n'y a donc pas de doute possible sur l'âge d'un tel noyau, il correspond au début de la deuxième division.

Comme il se laissait particulièrement bien voir dans son entier, j'ai pu en faire partager l'observation à plusieurs personnes non prévenues. elles y ont reconnu d'elles-mêmes ce que je venais d'y lire. Ce qui frappait surtout, c'était la beauté des boucles largement développées aux deux extrémités du noyau arrondi. Dans le centre, les branches filamenteuses étaient serrées et leurs boucles se faisaient à angle aigu, de telle sorte que ces branches dessinaient des V aigus. Mais, sur le pourtour du noyau, les boucles étaient largement ouvertes, et quelques-unes, en particulier, plus longues que les autres, apparaissaient dans toute leur simplicité. Impossible de douter en présence d'un pareil fait : aucune extrémité libre, aucune coupure transversale dans le filament chromatique ; rien qu'un peloton unique étirant ses boucles d'un pôle à l'autre.

Cette constatation est très importante dans un tel endroit ; car *nous ne sommes ici que tout au début de la préparation à la deuxième division, et, d'autre part, la description que je viens de donner pourrait valoir, à peu de chose près, pour une figure de plaque nucléaire !* Faut-il déjà conclure que, quel que soit le stade observé, le micronucléus présente très sensiblement la même structure ? Toujours est-il qu'un noyau, pareil à celui de la figure XXXVI, ressemble étonnamment à celui des figures de plaque nucléaire (comparer avec la fig. XXVI) : même forme générale, même colorabilité, même disposition du filament. La seule différence, c'est qu'ici les boucles s'étendent presque jusqu'aux sommets de la figure nucléaire, tandis que dans les francs aspects de plaque nucléaire, les boucles sont plus rapprochées, d'un côté comme de l'autre, du plan équatorial.

Cette grande ressemblance de la prophase II avec l'anaphase I ou II a été signalée par CALKINS et CULL qui en ont été justement frappés. Pendant longtemps, ils avaient pris ce stade prophasique pour une anaphase, mais ils se sont aperçus à temps de leur méprise.

Le gonflement du noyau ne s'arrête pas à ce stade ; on peut même dire que le noyau commence seulement à entrer dans la préparation d'une seconde division. Il devient peu à peu tout à fait sphérique ; son contenu en suc nucléaire s'accroît beaucoup. En tous cas, les micronucléus dans cette phase sont très clairs, comme si la substance chromatique ne s'était pas augmentée pendant la croissance du noyau ; leur aspect rappelle

d'assez près certains stades correspondants de la première division (fig. XXXVII).

Au milieu du suc nucléaire, ou de la substance rebelle à l'hémalun qui lui correspond, baigne le filament chromatique qui devient de plus en plus visible. Il a perdu sa disposition sous forme de branches parallèles terminées par des boucles assez généralement situées au même niveau. Il apparaît alors comme un cordon mince à contours légèrement épineux et dont l'intérieur présente une sorte d'alvéolisation sur la nature de laquelle il n'est pas possible de se déclarer. Ce qui frappe le plus, ce sont les nombreuses irrégularités de son parcours. Toute sa longueur est pliée, coudée un grand nombre de fois, les sinuosités font suite aux angles, et, bien souvent, il se croise lui-même en déterminant, en apparence, la plus grande confusion. Si je fais varier la mise au point pour découvrir aussi loin que possible le trajet du filament, je ne puis le suivre bien longtemps ; mais sur tout le trajet que j'ai exploré, je ne rencontre pas de solution de continuité, jamais de terminaisons libres. Le filament semble donc être un, ou bien le nombre des tronçons est très peu élevé. Mon opinion est qu'on a affaire à un filament d'une seule venue ; cependant, à cause de la difficulté de l'observation, il n'est pas permis d'être catégorique.

FIG. XXXVII. Fin de la prophase II ; micronucléus sphérique avec spirème très contourné (× 1800).

J'ai dit plus haut que le filament ne présentait plus de branches parallèles ; mais, il s'en faut pourtant que, malgré tous ses angles, ses coudes, ses croisements, il n'offre aucune orientation. Au contraire, à travers l'apparente confusion du tracé filamenteux, plus le stade avance et mieux l'on découvre les indices d'une direction générale dans le peloton. A un moment d'indétermination, succède une période où le noyau rentre sous l'influence des forces de polarisation. En effet, on voit s'arranger avec un commencement de parallélisme des parties irrégulières de cordon ; il semble alors que de courtes boucles, que de nouveaux coudes viennent de se former, en rapport avec l'étirement du cordon dans un certain sens. Un peu plus tard, les boucles s'allongent et les branches de ces boucles présentent beaucoup de parallélismes. Bientôt, le milieu du noyau est occupé par une masse filamenteuse ayant la forme d'une large bande encore peu nettement délimitée. Et il se trouve qu'à droite et à gauche de cette masse équatoriale, on découvre un grand nombre de boucles

bien dégagées. On est bien près alors de la plaque nucléaire définitivement organisée. Autant qu'on peut voir, il semble que les boucles qui constituent cette plaque s'étirent dans un plan perpendiculaire au plan qui renfermait le grand axe du micronucléus, alors qu'il avait la forme d'un fuseau. CALKINS et CULL avaient déjà signalé un tel changement de 90°.

J'ai rencontré une fois un noyau, au stade de la fin de la prophase II, qui présentait une particularité intéressante. L'élément filamenteux s'y trouvait fort relâché, avec de grandes boucles largement développées dans l'espace nucléaire. Ce qui retenait surtout l'attention, c'était la présence de parallélismes assez bien marqués entre les diverses parties du filament. La figure XXXVIII rappelle ce détail, mais un nombre restreint de boucles a été indiqué ; on n'a retenu que ce qui s'y montrait parallèle. le reste était composé par l'élément filamenteux relâché et dépourvu de ce caractère. Pour la partie représentée, tout se passait comme si on assistait à l'accomplissement d'un clivage longitudinal du filament, mieux à l'écartement des moitiés encore rapprochées. Je le répète, je n'ai rencontré ce stade qu'une seule fois ; mais, comme il correspond bien certainement à la fin de la prophase, je crois qu'il faut en faire cas.

FIG. XXXVIII. Fin de la prophase II. Apparences de division longitudinale du spirème. L'autre micronucléus du même infusoire est au stade de la plaque nucléaire (× 1500).

Un pareil indice de clivage longitudinal a été aussi remarqué pour la première division et il le fut à un stade semblable à celui-ci. C'est assez pour admettre, comme probable, la possibilité d'une fissuration longitudinale du filament unique dans les deux premières divisions précopulatoires. D'autre part, il faut noter que ce stade correspond exactement à celui qui précède le changement d'axe. Ne se peut-il faire que le changement d'axe soit précisément lié à l'écartement des moitiés filamenteuses obtenues et à l'étirement progressif des boucles dans les deux sens opposés ? Cette solution cadrerait à merveille avec l'aspect de la plaque nucléaire, si riche en boucles. Elle s'accorderait aussi avec la notion d'un filament unique dans le micronucléus, notion qui paraît de plus en plus certaine à mesure que l'on avance dan l'étude des divisions qui précèdent la copulation[1].

La plaque nucléaire de la deuxième division présente la même struc-

1. Je ferai la même remarque que pour la première division (page 62 note 2). Si bien venu que serait le clivage en long à ce moment de la division, je ne crois plus guère à son existence.

ture que celle de la première, peut-être renferme-t-elle moins de boucles et montre-t-elle des dimensions un peu réduites[2]. Mais il n'y a aucune raison apparente de l'interpréter d'une façon particulière. L'allongement du noyau a pour résultat d'entraîner à chaque pôle, soit un peloton unique dans le cas d'une division longitudinale totale du filament (peu probable), soit une moitié de ce peloton dont les parties se coupent en travers, tout comme dans la première division. Néanmoins, je dois ajouter que je n'ai pu étudier d'une manière satisfaisante les stades qui correspondent à l'anaphase de la mitose typique. La chose ne me paraît pas, d'ailleurs, possible ; le résultat qu'on peut obtenir est surtout un résultat

Fig. XXXIX. Reproduction des figures 53 et 54 (Pl. 17) de Calkins et Cull (1907), qui correspondent à la figure XXXV précédente (× 2000).

d'interprétation basé sur quelques aspects, sur de légères particularités. Les faits ne se laissent guère appréhender et une démonstration objective est impossible.

Le résultat de la deuxième division est de fournir quatre micronucléi à chaque conjugué ; mais ce stade à quatre noyaux est de courte durée, trois d'entre eux ne tardent pas à dégénérer.

c. Discussion de la deuxième division

Les figures du début de la préparation à la seconde division, que donnent Calkins et Cull, sont constituées par des faisceaux de bâtonnets chromatiques indépendants (fig. XXXIX). Ces bâtonnets sont orientés dans la même direction, plus ou moins parallèles entre eux et leurs termi-

2. Le nombre des boucles est encore ici considérablement élevé et défie tout essai de numération.

naisons sont toutes libres ; bref, on aurait ici de véritables chromosomes.

Je ne saurais trop insister sur le fait qu'il m'a été impossible de reconnaître une pareille disposition de l'élément chromatique à ce stade. J'ai toujours vu, pour ma part, que l'élément chromatique est pourvu de boucles et qu'il se présente tout comme s'il était un peloton unique, plus ou moins embrouillé (fig. XL).

Je ne sais si c'est au fait d'avoir surtout étudié des noyaux débités en coupes que CALKINS et CULL ont interprété ainsi les noyaux issus de la première division. Pourtant, ils ont observé ce stade si intéressant (voir plus haut, fig. XXXVI), que l'on confond facilement avec un stade de plaque nucléaire ; mais leur description est fort peu détaillée, ils ne parlent pas des boucles, et, pour eux, il s'agirait déjà d'une division et d'une séparation précoce des chromosomes-fils individualisés ! Ainsi, d'après ces auteurs, les boucles de ce stade, qui correspond en somme à la télophase, seraient déjà dues au même phénomène qui agit seulement à la plaque nucléaire. Dans leur figure 55, je reconnais une section de noyau qui, au contraire, donne les indications suffisantes de l'existence d'un filament unique et bouclé.

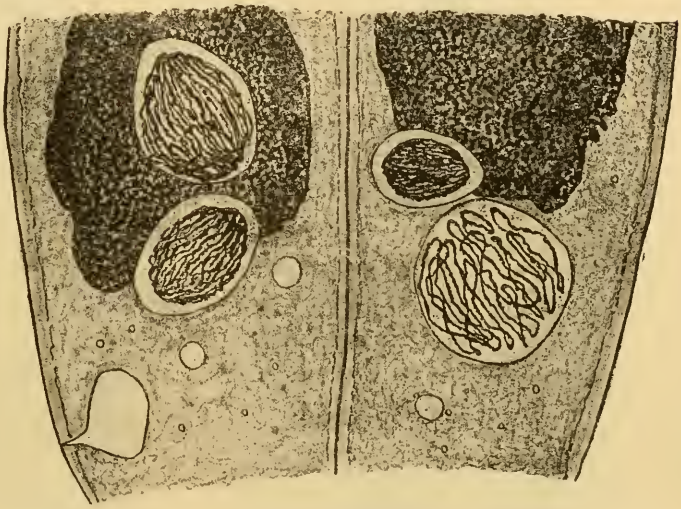


FIG. XL. Prophase II. Aucun des quatre micronucléi n'est au même stade de la prophase (× 750).

Quant à la forme *en accolade* que présentent certaines branches (fig. XXX) elle est due à l'existence de petites boucles très fermées, sur le parcours du filament, dans la région moyenne ; cela ne répond nullement aux derniers points de contact des extrémités libres de chromosomes-fils écartés et plus ou moins complètement opposés.

CALKINS et CULL montrent-ils comment aurait pu se réaliser une telle division, à un stade si avancé ? Ils passent vite sur ce point.

D'ailleurs, le moment est mal choisi pour la possibilité d'un tel processus ; en effet, le micronucléus est encore d'assez petite taille et il ne commence à accroître beaucoup son volume qu'au moment où ces auteurs admettent que la division des chromosomes a déjà eu lieu. Bien plus, non seulement il y aurait eu clivage, mais les moitiés seraient déjà complètement écartées. Ceci paraît tout à fait impossible et personne ne voudra croire que la télophase I, chez un infusoire, présente déjà tous les caractères de l'anaphase II.

FIG. XLI. et FIG. XLII. Prophase III (× 400).

Tout au plus pourrait-il s'agir à ce moment des traces d'un clivage longitudinal précoce, analogue à celui qu'on voit à l'anaphase de la mitose I des Métazoaires, et connu sous le nom de division longitudinale anaphasique. D'ailleurs, si CALKINS et CULL avaient raison en ce point, il faudrait reconnaître la même particularité dans les micronucléi issus de la deuxième division ; car, eux aussi, ainsi que je le montrerai bientôt, possèdent la même disposition en boucles, aussitôt qu'ils sont constitués. Tout s'explique autrement et de la façon indiquée plus haut.

Si les noyaux, au stade correspondant à la télophase I, ressemblent tant à des noyaux pourvus d'une plaque nucléaire, c'est simplement

parce que, *dans tous les stades*, on a toujours affaire à un long filament bouclé. *Telle est, en effet, la structure du micronucléus de Paramecium que sa partie chromatique s'y montre constamment sous la forme d'un filament pelotonné, très probablement unique.*

Chapitre III

TROISIÈME DIVISION DU MICRONUCLÉUS DE PARAMECIUM

a. Structure des trois micronucléi qui vont disparaître et de celui qui va fournir la troisième division

Sur les quatre micronucléi obtenus à la suite de la seconde division, trois dégénèrent presque aussitôt formés ; ils se contractent, reviennent transitoirement à la forme du repos, mais ils se recourbent en corne, et ils

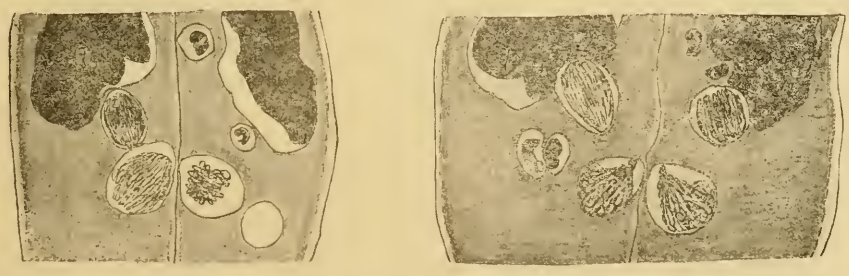


Fig. XLIII et Fig. XLIV. Prophase III plus avancée (× 400).

sont de plus en plus vivement colorés à mesure qu'ils deviennent plus petits.

Parfois, l'un d'eux est en retard dans cette voie, et sur celui-là on peut aussi très bien observer la constitution ordinaire de tout micronucléus. Les filaments sont nettement indiqués, d'un égal calibre et un peu alvéolisés ; on n'en compte guère plus d'une dizaine, allant d'un pôle à l'autre. L'un des pôles est plus coloré en général ; on y trouve des boucles qui sont plus colorées que le reste du filament. Dans le milieu du noyau, les filaments se croisent et paraissent relâchés. Parfois, on trouve des boucles bien visibles à tous les niveaux, particulièrement à l'équateur du fuseau. Souvent aussi, quand le noyau qui va dégénérer est encore fuselé, on voit deux niveaux où la colora-

tion est plus vive que dans le reste ; ils siègent dans le voisinage des extrémités[1].

Quant au quatrième noyau, celui qui doit fournir la troisième division, il ne diffère en rien des autres noyaux qui vont dégénérer, et, n'était sa position, il serait impossible de le distinguer des autres (fig. XLI). Il se trouve en arrière du macronucléus et il est dirigé normalement à la surface libre par où se fait l'accolement. De sorte que, de part et d'autre de la ligne d'accolement, on trouve un fuseau, dans une grande vacuole claire. Ce noyau est légèrement recourbé et il contient des filaments plus ou moins parallèles, assez vivement colorés. On trouve une pointe de substance achromatique à chaque bout, et dans les extrémités les filaments

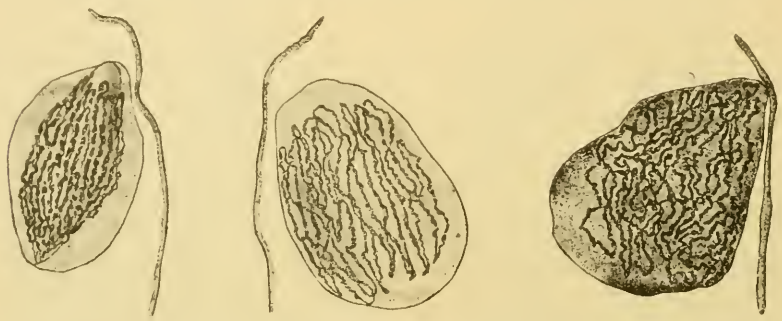


FIG. XLV - XLVII. Le micronucléus qui doit fournir la troisième division, vu sous trois états de gonflement différents. Dans les deux dernières figures, le spirème pelotonné avec ses boucles (× 1800).

se poursuivent par des boucles très fermées, parfois anguleuses ; ceci contribue à faire croire qu'on a affaire à un faisceau de filaments parallèles libres à leurs bouts.

Puis, un tel noyau gonfle légèrement et les boucles, plus rondes, apparaissent mieux. En même temps, on le voit changer de position et se tourner obliquement, par rapport à la surface d'accolement. L'extrémité la plus interne est celle qui remonte vers l'avant. Alors, c'est la région antérieure qui est la plus colorée ; le nombre des filaments est toujours assez peu élevé ; on peut parfois reconnaître une ou deux boucles dans le milieu du noyau.

Tout en tournant sur place, il s'allonge et prend une forme toute dif-

1. Il m'est arrivé plusieurs fois de noter au cours de la prophase III, la présence de quatre « corps de rebut ». J'avais tout d'abord interprété le quatrième comme représentant le noyau sexuel stationnaire en train de disparaître. Mais c'était une erreur ; sans aucun doute, on se trouve en présence d'un petit fragment qui s'est détaché du macronucléus et qui subit le même sort que les trois micronucléi condamnés. MAUPAS (1889) avait signalé de tels corps nucléaires au cours de la première division et il les considérait déjà comme de petits fragments isolés du macronucléus.

férente. Les deux extrémités, l'antérieure et la postérieure, sont très pointues, tandis que la région moyenne s'élargit en se développant dans la direction de la ligne d'accolement (fig. XLII-XLVII). Bientôt, par suite de cet élargissement, la pointe postérieure, qui est aussi la plus externe, disparaît. Le noyau est alors fortement gonflé, les boucles et les parties du filament sont éloignées les unes des autres, et il est alors plus visible que jamais que la substance chromatique est formée d'un peloton unique. Il faut ajouter que la forme d'ensemble du noyau est maintenant ovoïde (fig. XLVI, XLVII).

En somme, nous ne trouvons pas autre chose que dans le début de la deuxième division. Ici comme là, on rencontre deux stades principaux : 1° un noyau encore condensé en forme de fuseau ; 2° le gonflement de ce noyau, faisant apparaître plus nettement la disposition bouclée du filament intranucléaire. Que va-t-il advenir de ce noyau, maintenant en pleine prophase ? S'il se comporte comme ceux de la deuxième division, il doit s'arrondir tout à fait, le filament doit se relâcher bien plus encore, et présenter peut-être les traces d'un clivage longitudinal. Or, on rencontre en ce point de sérieuses difficultés, car le noyau se comporte d'une façon inattendue ; et, on se demande si l'on a bien conduit son observation, si l'on n'a pas laissé de côté plusieurs stades importants.

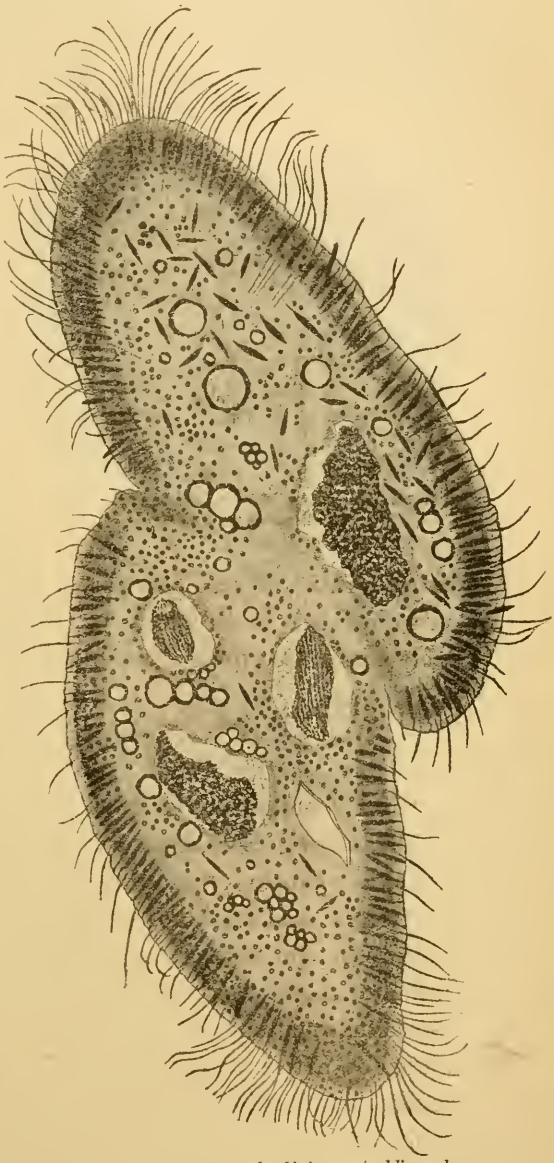


FIG. XLVIII. Coupe transversale, légèrement oblique de deux conjugués au stade de la troisième division. Deux micronucléi fuselés, fragments des macronucléi, ectoplasme, cils vibratiles, trichocystes, mitochondries, vacuoles à paroi encroûtée (coloration hématoxyline ferrique) (× 600).

Voici ce qui arrive : après être resté un certain temps dans cet état de gonflement, le noyau, désormais très riche en substance achromatique, se contracte rapidement et en même temps il s'allonge (fig. XLIX). Bientôt, il se transforme en un gros boudin incurvé, qui croît considérablement du côté externe, en même temps qu'il se développe le long de la paroi d'accolement. D'abord, court et trapu, il prend peu à peu une forme plus élancée et recourbée, du fait qu'il croît par ses deux extrémités à la fois. Ce boudin n'est autre que le futur boyau copulateur (fig. L).

FIG. XLIX. Troisième division. Micronucléi en train de disparaître (× 400).

Je ne crois pas que pendant le stade de gonflement, le filament se soit clivé longitudinalement ; j'ai simplement vu qu'il était assez fort et alvéolisé, ce dernier caractère étant sans doute en rapport avec l'accroissement du suc nucléaire. D'autre part, les boucles étaient, à un moment donné, très écartées les unes des autres ; mais je n'ai pas observé le moindre indice d'une division. En outre, il est certain qu'il n'y a pas ici de formation équatoriale, comparable à la plaque nucléaire des deux précédentes divisions.

b. Formation hétéropolaire

On a vu comment le quatrième noyau se transforme peu à peu en un boyau courbe, volumineux et très trapu, formé d'une quantité considérable de substance achromatique. Pendant un certain temps, les deux extrémités sont arrondies et identiques ; mais l'extrémité distale, c'est-à-dire celle qui commence à pénétrer dans le cytoplasme du conjugué devient pointue et prend une physionomie très différente de celle qui reste dans le cytoplasme (fig. LI). Autrement dit, la figure obtenue mérite le nom de hétéropolaire. Mais ce dimorphisme des extrémités n'a pas de signification profonde et n'est pas en rapport avec le sexe, comme semblent le croire CALKINS et CULL. La forme pointue de l'extrémité, considérée comme ♂, est due à ce que le protoplasme de cette partie s'insinue dans l'épaisseur du conjugué et elle est plus vivement colorée, parce que les filaments chromatiques qu'elle renferme sont res-

serrés ; non parce que la substance chromatique y est d'une autre qualité.

L'extrémité du boyau qui reste dans le cytoplasme s'arrondit de plus en plus et ne tarde guère à devenir subglobuleuse.

Je n'ai pas observé comment peut se faire la séparation des parties chromatiques qui vont respectivement à l'un et l'autre pôle. A ce sujet, il convient de rappeler combien il est également difficile de décrire le début de l'anaphase dans la première et la deuxième divisions. Les premiers stades de division que j'ai observés montraient déjà la partie moyenne du boyau sous l'aspect d'un cylindre achromatique où l'on ne distinguait plus que quelques rares traces filamenteuses colorées. Bref, les faits en étaient déjà au point montré par la figure LI. Toute la matière chromatique se trouvait répartie aux pôles ; à ce moment, l'anaphase est terminée et la séparation définitive des noyaux-fils sera une affaire de peu de temps.

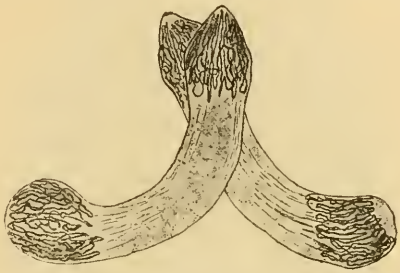


FIG. L. Troisième division ; les deux boyaux de copulation croisés en pleine turgescence (× 1500).

La disposition de la substance chromatique n'est pas indifférente et il est intéressant d'en pousser le plus loin possible l'observation. Les coupes m'ont rendu quelque service en ce point. Par une observation minutieuse, j'ai reconnu la présence de boucles à ce stade tout comme aux autres. Ainsi que cela est indiqué dans la figure L et dans la figure II, pl. I, on distingue un filament apparemment unique, grêle, sinueux, et toujours à l'état relâché. Une dizaine de boucles étaient bien visibles dans la région antipolaire de chaque extrémité du boyau ; quelques-unes se montraient aussi dans la région moyenne, et, enfin, il paraissait y en avoir aussi dans la région polaire, mais ici plus fermées. La figure II, en particulier, donne une idée assez exacte de la disposition du filament chromatique dans une extrémité qui demeure dans le cytoplasme, c'est-à-dire celle qui est considérée comme ♀. Bien entendu, dans l'extrémité ♂ du boyau copulateur, les boucles sont plus serrées, ce qui, ainsi que je l'ai dit plus haut, confère à cette partie une coloration plus vive. Le fait que le filament est unique et que ses boucles se montrent disposées en un peloton est très intéressant. Cela montre que la coupure du filament, contenu dans le noyau subissant la troisième division, se réalise par le même procédé que dans les deux premières divisions.

c. Division transversale du peloton

En résumé, lorsque l'anaphase va commencer, le noyau renferme un peloton lâche dont les boucles se sont étirées dans le sens de la division. Les parties rectilignes, tendues du filament ont un aspect granuleux ; parfois même, elles ressemblent à de simples traînées granuleuses avec, de-ci de-là, des tronçons en forme de bâtonnet sur le trajet filamenteux.

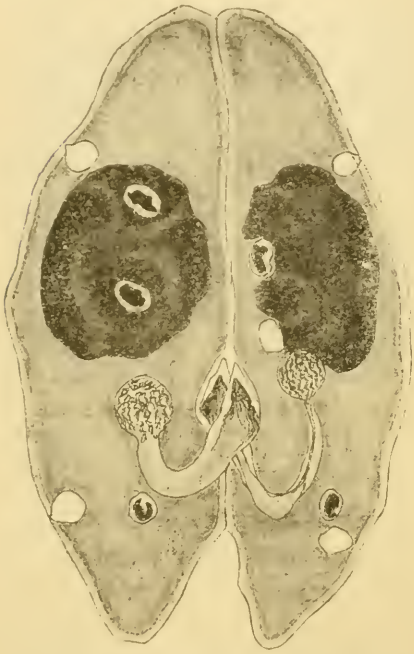


FIG. LI. Troisième division, figure d'ensemble. Dans l'infusoire de gauche, un des micronucléi a déjà disparu complètement (400).

Dans les coupes colorées à l'hématoxyline au fer-éosine, on remarque l'absence de fibres achromatiques : le filament se teint en noir, la substance fondamentale qui le baigne prend légèrement le rose. Puis, le noyau s'allonge et la rupture commence dans le peloton. D'après CALKINS et CULL, il y aurait ici une véritable division transversale, par coupure de toutes les parties rectilignes filamenteuses tendues d'un pôle à l'autre. Bien que n'ayant pu m'assurer de la réalité d'un pareil mode de division, je me range à l'interprétation de ces auteurs. Il est certain qu'aucun autre mode de division n'est possible ici, et qu'on n'est nullement en présence d'une forme mitotique, même très simplifiée.

Mais, si les parties rectilignes du filament sont coupées transversalement, comment se peut-il que, dès la fin de la division, les futurs noyaux-fils renferment un peloton continu ? Je me suis posé pareille question à propos de la division du noyau des Euglènes et, ainsi qu'on le verra plus loin, il m'a été difficile d'y répondre. Il faut admettre simplement que le peloton continu se reforme, à la télophase, par soudure bout à bout des tronçons du filament ; et, bien que cela ne soit pas une explication, conclure que la forme peloton est la seule forme d'équilibre de la substance chromatique, dans le noyau au repos de *Paramecium*.

d. Critique et interprétation

Pour Calkins et Cull, la troisième division est une sorte de division directe du noyau. Il n'y a aucun changement d'axe comparable à ce que l'on a vu pour les deux premières. Il n'y a pas division longitudinale des chromosomes, pas de fibres achromatiques, donc pas de fuseau à proprement parler. Les chromosomes résultant de la deuxième division se résolvent en granules disposés en séries linéaires, mais surtout localisés en deux points opposés du micronucléus fuselé. La division consiste simplement dans la séparation d'un groupe de granules de l'autre groupe dérivant du même chromosome, c'est-à-dire qu'elle est *transversale* pour chaque chromosome qui s'est déjà divisé deux fois longitudinalement.

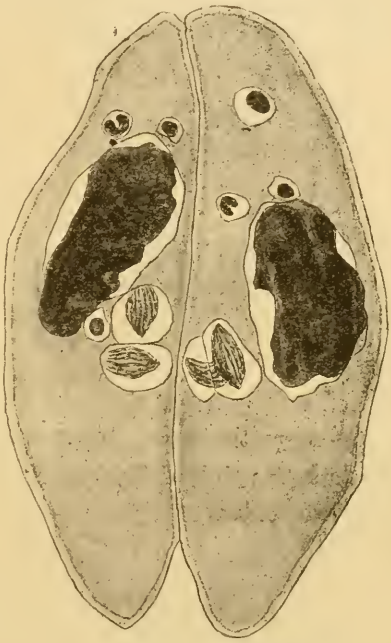


Fig. LII. Copulation, figure d'ensemble (× 400).

Je suis aussi d'avis qu'il n'y a pas de changement d'axe et qu'on ne voit pas de fibres achromatiques. Mais il n'y a certainement pas de chromosomes, c'est-à-dire de filaments indépendants pourvus de deux extrémités libres. D'autre part, bien que j'aie parfois vu les deux zones plus chromatiques du micronucléus fuselé, je ne crois pas que cet aspect soit particulier à la troisième division, ni que ces zones annoncent le caractère hétéropolaire de la division qui va avoir lieu. En effet, j'ai remarqué de semblables zones dans les micronucléi provenant de la première division, au cours du gonflement qui précède la deuxième. De plus, les trois micronucléi qui doivent dégénérer les présentent également ; enfin, ne trouve-t-on pas aussi ce caractère très superficiel dans les noyaux copulateurs au moment où ils s'accolent ?

Calkins et Cull ont décrit la troisième division dans leur texte, en termes peut-être trop brefs. En particulier, ils ne disent rien de la prophase, dont ils ont pourtant photographié divers aspects (voir leurs photos 16 et 17). Or, à ce stade de la conjugaison la longueur du filament

chromatique a beaucoup diminué, le nombre des boucles est réduit, l'observation du micronucléus en est rendue plus facile. Cependant, ces auteurs ne parlent pas des aspects que j'ai reproduits dans les figures XLVI et XLVII et qui montrent la présence d'un filament unique pelotonné. Il est pourtant certain que leurs photos 16 et 17 correspondent à des noyaux parcourus par un long filament, plus ou moins alvéolisé, replié un assez grand nombre de fois sur lui-même. Et les faits se présentent là comme dans leur photo 7 relative à la prophase de la première division.

FIG. LIII et LIV. Deux phases de la copulation des pronucléi (× 1800).

Il est regrettable que CALKINS et CULL aient traité aussi rapidement un stade susceptible d'élucider définitivement la structure du micronucléus de *Paramecium*.

e. Copulation et première division post-copulatoire

Les figures LII-LIV montrent diverses phases de la rencontre des pronucléi et de leur mise en contact. Ainsi que l'a décrit MAUPAS (1889), ils s'unissent par le côté, leurs extrémités postérieures se fusionnant d'abord, tandis que les extrémités antérieures, ou polaires, sont encore libres.

Contrairement à ce que j'ai pensé un moment (1911 *a*), les aspects comme celui de la figure LIII, correspondent à deux pronucléi en train de s'accoler; et non à un noyau qui serait en train de se fendre et de s'ouvrir en deux, en donnant une sorte de croissant comme au début de la première division.

Le noyau mixte qui résulte de la copulation offre les mêmes particularités que ceux que j'ai étudiés auparavant. Un stade assez fréquent dans les préparations est celui de la figure LV ; pendant que l'un des noyaux

de fécondation est au stade de la plaque nucléaire, l'autre en est encore à la prophase (fig. LVI). Ce dernier est beaucoup plus grand, le mouvement de contraction caractéristique de la formation d'une plaque nucléaire (qu'il ne faut nullement confondre avec une plaque équatoriale) n'a pas encore eu lieu. Mais les deux noyaux occupent la même position et se trouvent encore sur les lieux où la copulation s'est effectuée. La disposition du filament est dans le premier noyau absolument identique à ce qu'elle est dans le stade correspondant de la première et de la deuxième division. On reconnaît assez facilement que la partie colorée de chaque moitié de ce noyau est un long filament pelotonné. Au plus fort grossissement, on découvre qu'il n'est pas seulement formé de filaments tendus d'une extrémité à l'autre, sa structure est un peu moins schématique. Des boucles se trouvent aux deux extrémités et des branches s'étendent de l'une à l'autre ; mais il existe d'autres boucles, un peu à tous les niveaux, particulièrement dans l'une des moitiés du noyau. Là, en effet, le peloton forme une sorte de bouquet d'anses aux branches plus trapues et plus colorées, bouquet qui paraît parfois n'être pas sur le même plan que le reste du noyau (fig. LIV).

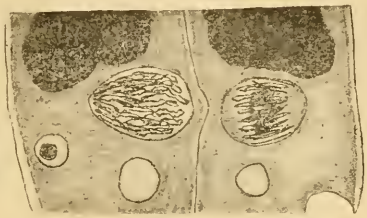


FIG. LV. Début de la première division post-copulatoire. A droite fin de la prophase ; à gauche plaque nucléaire (× 400).

FIG. LVI. Le noyau mixte de droite de la figure précédente (× 1800).

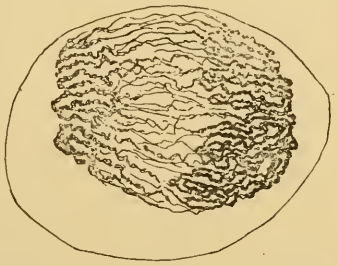


FIG. LVII. Anaphase de cette première division (× 1500).

Dans le second noyau (fig. LV), je veux dire celui qui est au stade de la plaque nucléaire, le filament est longuement développé dans l'espace nucléaire où il décrit de nombreux zigzags plus ou moins aigus.

Fait remarquable, la prophase de cette division est extrêmement courte ; il n'existe pas de stade où le noyau est sphérique et où le filament

se montre comme une sorte de spirème très sinueux ; on passe directement du noyau fibreux (fig. LIV), tel qu'il se présente pendant la copulation, à la figure de plaque nucléaire. Comment se réalise le partage du filament chromatique ? Je n'ai pu l'observer comme il faudrait, mais j'incline à croire qu'il ressemble de tous points à celui des deux premières divisions précopulatoires[1]. Il se ferait donc par *coupure transversale* de tout le peloton (fig. LVII). On ne découvre en tous cas aucun indice de division longitudinale ; et il est remarquable qu'ici CALKINS et CULL n'ont pas essayé d'étendre leur interprétation de la première division.

CHAPITRE IV

RECONSTITUTION DE L'APPAREIL NUCLÉAIRE DE PARAMECIUM

a. Autres divisions nucléaires post-copulatoires

Le nouveau noyau mixte se divise donc rapidement, et cette première division est encore suivie de deux autres qui sont aussi rapides. Aucune période de repos n'est intercalée entre ces divisions post-copulatoires, et, à cet égard au moins, elles sont à rapprocher des trois qui précèdent la copulation.

Je n'ai pas, à mon grand regret, pu étudier comme je l'aurais voulu le mode de ces divisions ; mais tous les auteurs disent qu'elles ressemblent aux divisions précopulatoires, et, je crois que CALKINS et CULL en font des mitoses avec division longitudinale des chromosomes. Dans ce cas, nous devrions au cantraire les interpréter comme comportant le partage transversal d'un filament pelotonné. Mais, je le répète, je ne puis pas prendre parti en cet endroit.

Les plus jeunes stades que j'ai pu étudier se rapportent aux dernières phases de la troisième division (fig. LVIII). Cette division est particulière à plus d'un égard et rappelle parfois la troisième division précopulatoire. Elle présente de très longs boyaux connectifs étendus d'un bout à l'autre des ex-conjugués. D'autre part, elle produit deux lots bien différenciés de quatre noyaux qui n'auront pas les mêmes destinées ; il se peut qu'elle

1. Et l'on peut ajouter qu'il s'agit encore ici de la coupure transversale d'un peloton unique. Toutes ces divisions comportent, en somme, le même processus essentiel, sans excepter la troisième division qui précède immédiatement la copulation. C'était ce que pensaient les anciens auteurs, mais sans en avoir fourni de preuve suffisante.

ne soit pas hétéropolaire au sens morphologique, mais il faut convenir qu'elle est hétéropolaire de quelque manière, puisque l'un des lots de noyaux fournira quatre macronucléi et que l'autre lot donne quatre micronucléi.

Au moment où la troisième division s'achève, les huit noyaux obtenus ont alors tous la même physionomie (fig. LX).

Ils sont de très petite taille et sphériques, ils ressemblent étonnamment à des noyaux ordinaires de métazoaires au stade post-télophasique. La substance chromatique s'y présente sous la forme de grosses anses ou de tronçons épais rattachés par des anastomoses de la même substance. Elle diffère donc maintenant complètement de ce qu'elle était dans les divisions qui précèdent la conjugaison. Autre fait remarquable, le nombre des boucles, des branches est peu élevé, tout comme si le noyau entier renfermait huit ou dix chromosomes.

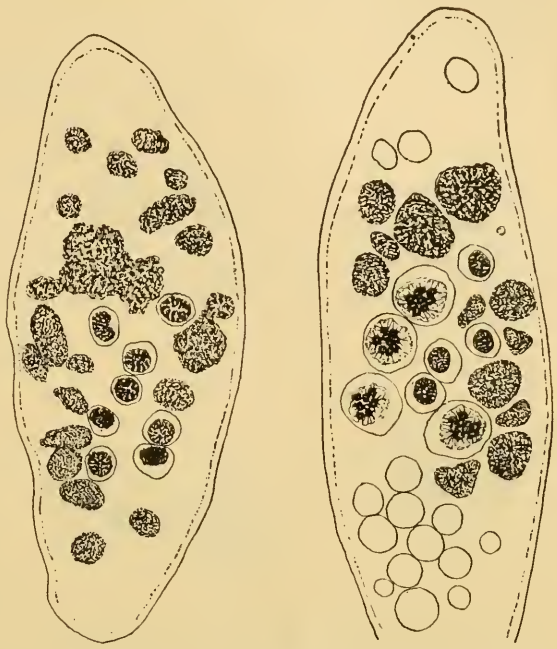


FIG. LVIII et LIX. Après la troisième division nucléaire postérieure à la copulation. En LVIII, les huit micronucléi sont encore presque identiques; en LIX, quatre ont déjà subi une différenciation considérable, tandis que les quatre autres sont restés stationnaires (× 400).

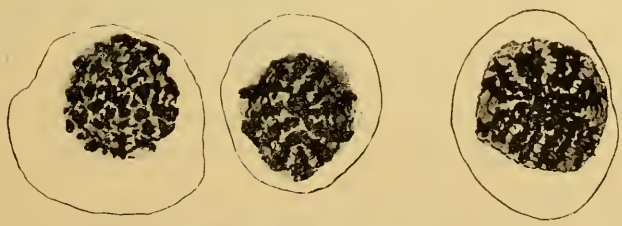


FIG. LX et LXI. Micronucléi de la figure LVIII (× 2000).

Il faut admettre que le filament chromatique a d'abord perdu beaucoup de sa longueur, puis, qu'il s'est considérablement épaissi. On n'échappe pas à l'idée qu'il vient de subir une véritable réduction.

Le filament peut aussi présenter une fragmentation plus poussée, marquant, semble-t-il, un progrès dans le sens de l'état quiescent. Dans la

figure LXI, les branches chromatiques montrent une alvéolisation absolument comparable à celle qu'on rencontre dans la télophase des métazoaires à chromosomes épais.

b. Différenciation des nouveaux macronucléi

A un moment donné, on voit apparaître une différence importante entre les noyaux d'un lot et ceux de l'autre lot. Au début, les huit noyaux sont de taille égale ; mais, par la suite, tandis que quatre d'entre eux demeurent petits, condensés, les quatre autres acquièrent peu à peu de plus grandes dimensions, bien que possédant toujours la même structure : branches et boucles épaisses, continues ou moniliformes, remplissant la cavité nucléaire.

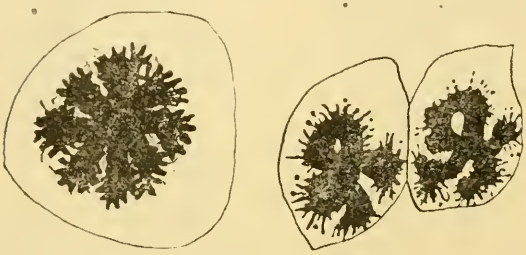


FIG. LXII et LXIII. Aspect de l'élément figuré chromatique tout au début de la différenciation des futurs macronucléi (en LXII : × 1600 ; en LXIII : × 1200).

Puis, dans ces quatre derniers noyaux, la substance chromatique se condense soudain énergiquement et donne des aspects imprévus comme ceux de la figure LXII. Étudiés dans des coupes, ces noyaux se montrent constitués d'un nombre peu élevé de tronçons très épais, rayonnant vaguement du centre à la périphérie, qui sont garnis de formations épineuses très nombreuses et trapues. L'hématoxyline teint tout cela de façon vigoureuse.

Il n'est pas toujours commode de se rendre compte si l'on a affaire à de simples bâtonnets ou à des anses dont le sommet siège au centre de la masse nucléaire ; mais on reconnaît parfois des extrémités libres qui s'élargissent de la façon représentée dans le dessin. Le reste du noyau est formé d'une substance incolore décollée de la membrane nucléaire. De tels noyaux ne sont pas rares dans les préparations et pourtant je dois constater que les auteurs n'en ont jamais parlé.

La figure LXIII montre deux noyaux, à ce stade des formations chromatiques épaisses et épineuses ; mais ici, il est très visible que le filament chromatique avait conservé son unité ; la cavité nucléaire renfermait alors un singulier spirème, d'une grande épaisseur et assez court, si, toutefois, le rasoir n'avait pas entamé les noyaux qui les présentaient. Cet

exemple est intéressant, car il nous montre que, même à ce moment où les noyaux subissent de grandes transformations, la réalité d'un peloton chromatique peut encore être démontrée. Cependant, je pense que les noyaux qui le présentaient étaient moins évolués que ceux qui sont décrits plus haut et à qui se rapporte la figure LXII.

Puis, du stade de ces figures, on passe à celui de la figure LXIV (voir aussi fig. LIX). Le noyau est constitué d'une masse protoplasmique bien délimitée dans les préparations, mais qui paraît avoir été décollée de la membrane nucléaire.

FIG. LXIV et LXV. Différenciation des micronucléi en futurs macronucléi ; en LXV, pseudo-gemini (× 1600).

Cette masse est finement granuleuse, mais elle est aussi traversée par un grand nombre de grêles et courts filaments qui rattachent entre elles les parties chromatiques. Celles-ci ne ressemblent en rien à celles du stade précédent ; ce sont de gros grains plus ou moins vivement colorables au nombre de dix, parfois d'une quinzaine ; tantôt, ils sont rapprochés par deux ou par trois, et tantôt ils sont isolés. Quel rapport ces quelques gros grains ont-ils avec le filament nucléaire ? Il est difficile de répondre à cette question, car ce dernier n'est plus visible et semble d'ailleurs avoir disparu. Peut-être les grains ont-ils la valeur de nucléoles constitués sur le parcours du filament et aux dépens de lui, de telle sorte que sa substance est retenue en eux.

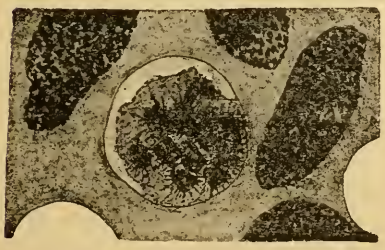


FIG. LXVI. Même stade que dans la figure LXV. Quelques balles chromatiques provenant de la destruction de l'ancien macronucléus (× 1100).

Un peu avant ou un peu après le stade que je viens de décrire, les futurs macronucléi se présentent aussi, sous la forme représentée dans les figures LXV et LXVI. Ici, les gros grains se sont comme liquéfiés intérieurement ; les uns ressemblent à des anneaux épais, les autres paraissent s'être clivés longitudinalement ; l'on croirait avoir affaire à certaines dyades hétérotypiques d'Arthropodes. Leur nombre va de dix à vingt ; de nombreuses formations épineuses les revêtent sur toute leur surface ; quelques-unes de ces épines se prolongent dans la masse protoplasmique

du noyau jusqu'à sa périphérie, sous la forme de minces filaments ou de fibrilles granuleuses[1].

J'ai l'impression qu'au fur et à mesure de la transformation du micronucléus en macronucléus, la substance chromatique subit une sorte de dissolution dans le sue nucléaire. *L'ancienne formation figurée disparaît ainsi peu à peu et rentre au sein de la substance fondamentale du noyau, dont elle n'était sans doute qu'un produit dérivé.*

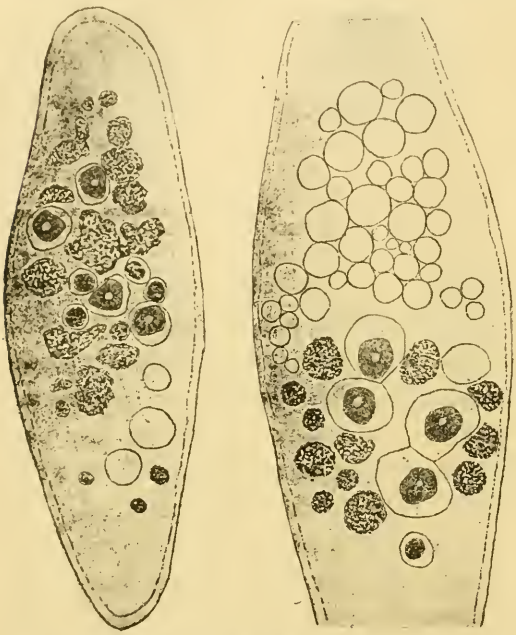


FIG. LXVII et LXVIII. Ex-conjugués. En LXVII, quatre jeunes macronucléi et encore quatre micronucléi. En LXVIII, trois micronucléi ont disparu. Balles chromatiques comme dans la figure LXVI, vacuoles (× 400).

Tous les stades que je viens de décrire montreraient les phases progressives de ce processus de réintégration plasmique. Mais, ce processus s'étend plus loin, car les futurs macronucléi, en continuant de grossir, ne tardent pas à perdre leur propriété de fixer l'hémalun. L'hématoxyline au fer les colore, il est vrai, mais d'une façon particulière, comme elle colore les enclaves de certaines vacuoles du cytoplasme. On arrive ainsi à la notion de noyaux sans chromatine, comme on peut arriver, malgré qu'on en ait dit, à celle de chromosmes qui ne sont pas colorables par les colorants nucléaires basiques.

Alors, chaque futur macronucléus est devenu une balle beaucoup plus homogène que précédemment. Sans doute, à l'aide du plus fort grossissement, on peut encore reconnaître que l'homogénéité n'en est pas complète ; mais il est certain que la substance d'un tel noyau est extrêmement fine et, sur le vivant, son homogénéité est sûrement absolue. MAUPAS trouve que cette substance remplit alors presque toute la cavité de la membrane

1. La transformation du micronucléus en jeune macronucléus, étudiée par B. COLLIN, chez *Ephelota gemmipara* montre à un moment donné l'apparition de pseudo-gemini, sortes de chromosomes doubles incurvés, qui correspondent peut-être aux éléments chromatiques des figures LXV et LXVI.

périphérique ; ce n'est pas ce que j'ai vu, du moins sur des individus tués et éclaircis. Au contraire, ainsi qu'en témoignent les figures LXVII-LXX, un espace aussi grand que dans le stade précédent règne autour de la masse centrale, à l'intérieur de la membrane nucléaire. Au centre, on reconnaît, pour la première fois, la présence d'une petite vacuole que ces noyaux conserveront d'ailleurs pendant longtemps. Je dis plus haut que l'hémalun ne se fixe plus sur la masse centrale ; cependant, dans certains cas, il arrive qu'on peut reconnaître sur le pourtour de la vacuole quelques traces chromatiques qui sont peut-être les vestiges des gros grains du stade précédent.

FIG. LXIX et LXX. En LXIX, encore quatre jeunes macronucléi. La figure LXX représente un infusoire après la première scissiparité : deux jeunes macronucléi, un micronucléus. Balles chromatiques, vacuoles (× 400).

La figure LXVII montre encore les quatre micronucléi dans l'état où ils se présentent immédiatement après la troisième division qui suit la copulation. La figure LXVIII, au contraire, n'en montre plus qu'un seul. C'est que dans l'intervalle des deux stades qui correspondent à ces figures, trois micronucléi ont disparu. Ils commencent par offrir moins d'avidité pour le colorant, ils « pâlissent », gonflent à l'intérieur de leur vacuole respective et commencent à se désorganiser ; ils sont bientôt digérés ; en tout cas, il est impossible de les reconnaître parmi les nombreux débris de l'ancien macronucléus.

Les quatre futurs macronucléi grossissent encore, ainsi que leur vacuole centrale, entourée ou non de quelques points faiblement colorables. Puis ils deviennent plus anguleux, la vacuole est parfois excentrique, la nature finement granuleuse de leur substance devient plus visible fig. LXIX. Quant au micronucléus unique, il est sur le point de se diviser pour la première fois ; en effet, la première bipartition fissipare des ex-

conjugués est imminente. D'après MAUPAS, celle-ci, à la température de 25°, a lieu entre vingt-quatre et trente heures après la disjonction. « Dans cette première bipartition, le micronucléus unique se divise en deux, et chacun des rejetons emporte avec lui deux des gros corps nucléaires. A la bipartition suivante, nouvelle division du micronucléus et attribution d'un des corps nucléaires à chaque rejeton. » MAUPAS (1889).

La figure LXX montre un stade qui prend place entre la première et la deuxième bipartition ; les deux jeunes macronucléi ont acquis des dimensions déjà considérables ; la substance qui les forme est pourvue d'une texture très fine qui les fait paraître presque homogène. On trouve encore une vacuole au centre et le pourtour est assez irrégulier, parfois assez profondément incisé. Le micronucléus gonflé est sur le point de se diviser. Le nombre des balles chromatiques provenant de la destruction de l'ancien macronucléus diminue, mais chacune garde encore la structure granulo-filamenteuse de ce dernier ; un grand nombre de vacuoles renferment quelques débris de cet ancien macronucléus, en train d'être digérés.

Comment s'effectue la disparition des fragments de ce noyau ? D'après MAUPAS, lorsque les Paramécies sont abondamment pourvues de nourriture, les fragments nucléaires disparaissent par résorption et peut-être aussi par élimination avec les fèces. D'autre part, lorsque les aliments sont épuisés, MAUPAS admet que de nombreux fragments macronucléaires viennent s'incorporer aux nouveaux macronucléi. Les fragments s'accolent à ces derniers et s'enfoncent tout d'une pièce dans leur substance, mais ils ne fusionnent avec elle qu'après quelque temps. Je me sens peu disposé à partager ce dernier avis ; toutefois, il est possible qu'il faudrait corriger une fois de plus la notion qu'on se fait habituellement du macronucléus, lui enlever encore de sa dignité morphologique et le considérer peut-être comme tout autre chose qu'un véritable noyau.

Je n'ai pas observé la seconde bipartition fissipare de l'ex-conjugué, et je n'ai pu me procurer les stades qui la suivent immédiatement. Je n'ai pu acquérir non plus de renseignement sur la suite de la croissance des jeunes macronucléi. Cette croissance est cependant très importante à connaître, en raison du caractère biodyname qu'y prend le macronucléus.

La binucléarité des infusoires est un phénomène singulier, qui n'a trouvé encore nulle ombre d'explication. Peut-être l'observation serrée des transformations que subit le micronucléus gamodyname, au cours de cette croissance pour devenir un jeune macronucléus, apporterait-elle quelque lumière à ce problème.

Le macronucléus est considéré comme jouant un rôle très actif dans la vie végétative de l'infusoire, et ses relations avec le cytoplasme sont certainement très étroites. A plus d'un point de vue même, ne faudrait-il pas considérer les changements qui font, peu à peu, d'un micronucléus un macronucléus, comme une sorte de cytoplasmisation du noyau ? Il est certain que le macronucléus, quand il est complètement différencié, ne peut plus être maintenu au même rang que les noyaux proprement dits. Il est alors, si on peut dire, à mi-chemin du noyau et du cytoplasme ; il devient sans doute une sorte d'appareil glandulaire, capable peut-être de déverser des diastases dans le cytoplasme.

De récentes recherches de KHAINSKY (1910) sont intéressantes à cet égard. D'après cet auteur, le macronucléus prend une structure finement vacuolaire pendant l'inanition ; sa chromatine se transforme progressivement en suc nucléaire ; enfin, il éclate et disparaît quand l'inanition se prolonge. On peut alors admettre que normalement le suc nucléaire sécrété par le macronucléus est employé à la digestion : c'est pourquoi il s'accumule dans le noyau pendant l'inanition. Lorsque commence la division, le corps de l'infusoire est toujours bourré de vacuoles nutritives. Alors, il y a grande dépense de suc nucléaire, ce qui se traduit par une diminution de volume du macronucléus. Ensuite, il cesse de se former des vacuoles et le noyau se met à gonfler par suite d'accumulation de suc nucléaire.

Les résultats de KHAINSKY sont sans doute loin d'être définitifs, mais la voie où il s'est engagé sera probablement féconde. Il paraît bien certain que le macronucléus est au service des fonctions de nutrition. Le micronucléus et lui, réalisent un *couple physiologique* très curieux qui évoque aussi, quoique de loin, cet autre couple de l'ovocyte d'*Ophryotrocha*, avec sa cellule nourricière[1].

1. Un mot en passant sur les théories de la *binucléarité* ; il y en a trois. 1° Celle de LAUTERBORN : son point de départ est la condition réalisée chez *Amœba binucleata*, qui renferme deux noyaux exactement semblables ; chez les infusoires, ces deux noyaux sont représentés par le micro et le macronucléus ; chez les métazoaires, par le noyau d'une part, par le centrosome + le fuseau central de l'autre ; 2° celle de SCHAUDINN, HARTMANN et PROWAZEK : toute cellule renferme un kinétonucléus et un trophonucléus ; à certaines périodes du cycle biologique ils peuvent être réunis en un seul noyau, le synkaryon. Le kinétonucléus est représenté par le micronucléus chez les infusoires, par le nucléole chez les euglèniens, par le centrosome chez les métazoaires ; 3° celle de GOLDSCHMIDT, POPOFF : chaque cellule est par nature binucléée, elle contient un noyau somatique et un noyau reproducteur ; les deux sont le plus souvent réunis en un seul ; mais, quand il existe un appareil chromidial dans le cytoplasme, c'est lui qui représente le noyau somatique. D'après cela, le macronucléus des infusoires et le chromidium des Arcelles ont la même valeur, et représentent le noyau somatique.

Ces théories sont avant tout des combinaisons de l'esprit dont le jeu paraît épuisé pour le moment ; il est permis de ne prendre parti pour aucune, d'autant plus que chacune présente des lacunes considérables impossibles à combler.

c. Le Pseudospirème

Le macronucléus le plus jeune que j'aie ensuite étudié est celui qui est caractérisé par ce que j'ai appelé le pseudospirème. Les figures LXXI et LXXII montrent un tel stade ; le macronucléus est de forme très allongée, quoique d'assez petite taille. On a tout à fait l'impression que le noyau renferme un gros peloton, très chromatique, baignant dans le suc nucléaire incolore.

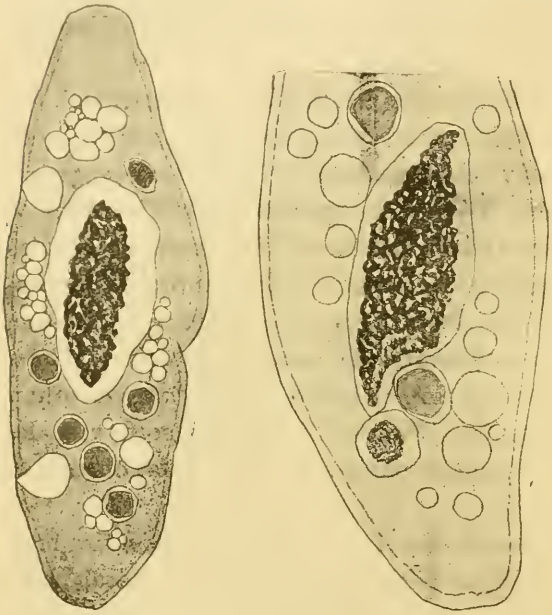


FIG. LXXI et LXXII. Stade du pseudospirème macronucléaire. Vacuoles avec contenu réfringent particulier à ce stade ; toutes les balles chromatiques ont disparu (En LXXI : × 400 ; en LXXII : × 500).

Celui de la figure LXXIII est le mieux dégagé que j'aie rencontré ; on y reconnaissait une orientation parallèle, très manifeste, que le dessin n'a pas exagéré. Serions-nous en présence d'un spirème nettement individualisé ? Je ne le crois pas.

Sans doute, on trouve ici une tendance très accentuée vers l'individualisation, presque aussi nette que dans un noyau au stade pachytène. Mais il me semble que, par endroits, il existe des travées transversales aussi puissantes que les parties en spirale, sans compter les travées secondaires qui constituent un système anastomotique non négligeable. Il est d'ailleurs très difficile de se rendre exactement compte de la structure de cette formation, tant à cause de son épaisseur que du grand nombre de ses boucles. Il se pourrait que les travées, transversales par rapport à l'orientation générale, n'eûssent pas de réalité et correspondissent à des parties du peloton croisant les autres parties et s'enlaçant à elles.

Faut-il admettre que nous sommes en présence d'un filament pelotonné analogue à celui du micronucléus et dont la richesse en chromatine

est proportionnelle à la taille du macronucléus ? La forme peloton serait alors décidément une propriété générale très curieuse des noyaux de *Paramecium*.

Dans un paramecium de petite taille, trouvé parmi d'autres ex-conjugués, ce qui semble indiquer que lui-même appartient à la même catégorie, je rencontre aussi une telle formation spirémateuse (fig. LXXII). Celle-ci baigne dans une substance amorphe que l'hémalun ne colore pas ; le peloton ne paraît pas complètement dégagé. Sa surface est couverte de nombreuses aspérités, on trouve beaucoup de travées transversales qui, peut-être, sont en train de se libérer de leurs attaches pour donner des portions de spires chromatiques. Mais ce qui est plus intéressant ici, c'est que le macronucléus se continue d'un côté par une sorte de queue pointue renfermant aussi un peu de la formation spirémateuse.

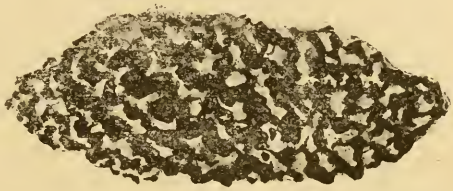


FIG. LXXIII. Macronucléus avec un pseudospirème (× 800).

Cette particularité montre que ce noyau vient de se diviser ; ou, mieux, que l'infusoire a été tué au moment où s'achevait l'étranglement de fissiparité. Il s'ensuit donc que le pseudospirème : 1° se montre dans des macronucléi encore jeunes, puisque l'on a affaire ici à des ex-conjugués ; 2° qu'il apparaît à l'issue d'une division et est probablement déterminé par les suites de cette division.

A la suite d'une division, le noyau étant diminué de moitié, il faut considérer le pseudospirème comme correspondant au début d'une période de croissance de la substance du noyau. Il marque aussi certainement une rupture de l'équilibre entre le suc nucléaire et la substance chromatique, rupture sans doute provoquée par une modification dans les rapports entre noyau et cytoplasme.

Seule, une étude dans le genre de celles de KHAINSKY apporterait un peu de précision dans la compréhension de ce phénomène. Les raisons physico-chimiques de cette condensation de la chromatine seraient également très intéressantes à débrouiller. Et il serait curieux de savoir si, ainsi qu'il est probable, la genèse du pseudospirème, envisagée en tant que précipitation de colloïde, est due à l'acidité temporaire du macronucléus.

Je dois noter encore que, chaque fois que le macronucléus présente le pseudospirème, le cytoplasme renferme une espèce d'enclaves particulière. Ainsi que le montre la figure LXXI, on trouve de cinq à six vacuoles, contenant chacune une substance homogène qui, par la fixation, devient un corps réfringent d'un aspect spécial. On ne trouve jamais ceci dans les autres paramécies, ce qui paraît révéler un état chimique exceptionnel du cytoplasme.

Étant donné les liaisons physiologiques établies entre ce dernier et le macronucléus, peut-être trouvera-t-on en cela un renseignement utile pour expliquer le stade du pseudo-spirème.

Dans les coupes colorées à l'hématoxyline-éosine, le peloton montre une grande épaisseur et se montre formé d'une substance tout à fait homogène (fig. 4, pl. I) ; le suc nucléaire est très pur et se colore en rose uniformément ; quelques grains de chromatine se trouvent en suspension dans ce suc, qui frappe par sa pureté, et montre ainsi qu'une séparation radicale s'est faite entre lui et la substance chromatique.

Je crois qu'il arrive un moment où toute trace d'anastomosomes disparaît, alors le noyau renferme un ruban spiralé très large et à contours plus ou moins raboteux. Mais, de toute façon, cette sorte de spirème ne prépare aucune division nucléaire et ne peut être rapproché des formations chromosomiques. J'ai essayé de me rendre compte par quels passages le macronucléus à pseudo-spirème revient à sa structure normale, je n'ai pu recueillir de renseignements bien nombreux. Parfois, on rencontre des Paramécies de même taille que celles qui présentent le pseudospirème ; leur macronucléus est également petit, contracté, allongé. Alors, la substance chromatique est formée de grains assez volumineux, mélangés à d'autres de plus petite taille. C'est en somme l'aspect représenté dans la figure 3 (pl. I), où il semble bien qu'on assiste à l'effritement et à la pulvérisation d'un ancien pseudospirème[1].

1 Une semblable formation spirémateuse dans le macronucléus ne paraît avoir été signalée que chez *Onychodromus grandis*. MAUPAS (1889) y a vu, à la suite de la disjonction, que le jeune macronucléus subit « une élaboration particulière dans sa structure intime. Tout d'abord, il avait cet aspect finement granuleux, expression du pelotonnement serré et de l'enchevêtrement de filaments d'une extrême finesse et à contours et replis tassés les uns contre les autres. En cet état, il se colorait légèrement et d'une façon diffuse. Plus tard et jusque peu de temps avant la transformation accompagnant la reconstitution de la bouche, ces filaments pelotonnés se sont fortement épaissis, et alors on les distingue très nettement dans leurs sinuosités et leurs replis, même avec un grossissement de moyenne force. »

Chapitre V

STRUCTURE DU MACRONUCLÉUS DE PARAMECIUM

a. Quelques types de groupement des microsomes[1]

L'étude de cette structure chez *Paramecium* a déjà fait l'objet de nombreuses publications. En particulier, elle a été pratiquée d'une façon systématique par les travailleurs de l'école de Varsovie : Mitrophanow, Petschenko, Khaïnsky. J'aurais dû lire leurs travaux parus de 1905 à 1910 ; mais, à mon grand regret, je n'ai pu me les procurer, et je ne les connais guère que par de courtes analyses parues dans certains recueils. Le chapitre que je vais traiter est probablement inutile, du fait que mes observations ont peut-être déjà été faites par ces zoologistes ; néanmoins, je n'ai pas cru devoir le supprimer. Je m'excuse d'avance si, par endroits, je décris des faits depuis longtemps signalés.

Je n'ai pas pratiqué l'étude du macronucléus sur le vivant, je ne prétends donc pas avoir reconnu sa véritable structure, en tant que solution colloïdale de chromatine. Je ne connais que la structure *post mortem*, la mort ayant été déterminée par l'action du Tellyenicszky. Souvent, la structure obtenue par la fixation diffère considérablement de celle que l'on observerait *in vivo* ; mais il est prouvé aussi que, parfois, l'une et l'autre se correspondent assez bien ; et, dans ce cas, l'étude qu'on peut faire sur des tissus fixés et colorés n'est pas complètement à rejeter.

A première vue, surtout si l'on examine des individus montés en entier, le macronucléus paraît avoir une structure presque identique d'un exemplaire à un autre. Mais, dans les coupes, sous un fort grossissement, des différences considérables se révèlent. Je décrirai quelques-unes des structures les plus fréquentes.

On rencontre souvent celle qui est indiquée dans la figure 11 (pl. II) ; le fond du noyau est une substance achromatique qu'on peut appeler le suc nucléaire ; dans ce suc, baigne tout un système de bandes sinueuses, à contours très irréguliers, qui se croisent en tous sens. Ces bandes, parfois granuleuses, ont généralement l'aspect alvéolisé ; en certains endroits, elles donnent l'impression d'être doubles. Sont-elles indépendantes

1. B. Collin (1912) appelle *microsomes* tous les granules, tous les sphérules, plus ou moins volumineux, quelles que soient leurs dimensions ; ainsi, certains microsomes peuvent atteindre 5 μ. Il réserve le nom de *macrosomes* aux nucléoles vrais.

les unes des autres, ou bien constituent-elles un réticulum ? Parfois, on croit tenir la preuve qu'elles correspondent à des portions filamenteuses d'un écheveau ténu, excessivement compliqué. Mais, le plus souvent, il semble qu'on ait un réseau dans les mailles duquel circule le suc nucléaire. Sur ce réseau, véritable ou apparent, on trouve des grains qui se colorent vivement ; comme les bandes du réseau sont faites de substance chromatique, il est permis de supposer que les grains résultent de la condensation locale de la substance des bandes.

Dans certains macronucléi, où la décoloration (dans le procédé de Heidenhain) a été plus poussée, la structure des bandes est moins visible ; elles forment des sortes de tortillons enchevêtrés (fig. 12) sur le trajet desquels on trouve des grains de chromatine de taille variable ; parfois aussi, les grains ne paraissent pas s'être formés au travers d'une bande, mais dans l'intérieur des mailles. Il arrive souvent que les bandes sont orientées dans une direction commune pour une région donnée ; surtout lorsqu'on examine ces noyaux à un grossissement moyen, on est frappé par la régularité avec laquelle elles traversent la largeur du noyau ou s'enfoncent dans son épaisseur..

Une telle orientation est encore bien marquée dans la figure 9 (pl. II) ; mais ici, les bandes présentent un aspect différent. Elles sont formées de successions de granules, donnant de longues chaînettes hélicoïdales[1], souvent disposées parallèlement. Il se peut que ces granules ne soient pas naturels et qu'ils doivent leur origine à une sorte de précipitation par le fixateur acide, mais cela n'est pas prouvé pour le cas présent.

On sait, à l'heure actuelle, que le protoplasme, au sens général, est une substance colloïdale, très souvent homogène, qui, examinée vivante, apparaît comme un gel se troublant quand on y fait pénétrer des acides. Les acides, les sels des métaux lourds, toutes les substances employées comme fixateurs, agissent sur lui en y faisant apparaître des grains qui se précipitent.

Peut-être les granules alignés que montre la figure 9 sont-ils de semblables artefacts ? La chose est possible, étant donné que Fischer

1. P. Della Valle (1912) a beaucoup insisté sur la nature granuleuse de la chromatine et sur sa tendance à donner des séries d'agrégation particulaire. Les chromosomes sont, d'après lui, le résultat de l'association de particules chromatiques en séries linéaires de forme hélicoïde ; d'où la forme de torsion qu'ils présentent à la prophase.

Cette propriété d'association granulaire est considérée comme fondamentale et générale à la cellule tout entière ; car elle appartient aussi bien au cytoplasme qu'au noyau. Il cite de nombreux exemples ; la formation de chondriomites hélicoïdaux, par association de granules, est un des plus typiques.

Comme cette même propriété se retrouve dans l'étude des cristaux liquides de Lehmann, il y voit une raison de plus pour assimiler les chromosomes à des sortes de cristaux fluides.

(1899) a obtenu de semblables formes d'association, granuleuses, tordues, en précipitant une solution d'albumine par un fixateur histologique. Mais tout cela est surtout vrai pour le cytoplasme; des granules associés peuvent exister à l'état vivant dans le noyau, et c'est ce que Fauré-Frémiet a montré à plusieurs reprises, ainsi que nous le verrons plus loin.

En dehors de ces séries granulées, plus faciles à décolorer dans la méthode régressive, on trouve encore des fragments chromatiques de beaucoup plus grande taille et qui retiennent plus longtemps l'hématoxyline. Au premier abord, on serait tenté de croire qu'ils représentent à eux seuls toute la chromatine ; tandis que le fond granuleux, retenant moins longtemps l'hématoxyline et prenant l'éosine ensuite, devrait être considéré comme faisant partie de la substance achromatique. Mais il n'en est rien ; les fragments plus gros et les granules sont tous des microsomes de nature chromatique. D'ailleurs, les fragments sont orientés comme les granules et disposés avec eux en chaînettes d'association ; sans doute, se trouvent-ils intercalés sur le trajet des séries granuleuses et représentent-ils une forme de condensation de celles-ci[1].

Dans la figure 8, on trouve une structure voisine de la précédente ; le fond du noyau est constitué par une masse finement granuleuse dont les granules paraissent encore disposés en séries plus ou moins hélicoïdales. Dans la décoloration, il arrive un moment où le colorant les abandonne ; alors, on aperçoit que le macronucléus renferme, en outre, un nombre élevé de formations pseudochromosomiques, à contours très déchiquetés et telles enfin qu'on les voit dans le dessin. Elles sont très avides de colorant, et comme les fragments chromatiques de la figure 9, on les prendrait à tort, pour les seules parties de la chromatine.

En réalité, elles n'en représentent qu'une certaine quantité. On remarquera encore que ces formations chromatiques se présentent constamment sous l'aspect de longues hélices ; les unes sont vues selon la longueur, dans la figure ; mais la plupart ne sont représentées que par leur section transversale.

La figure 7 offre un cas un peu différent. Dans la substance fondamentale incolore sont suspendues des séries linéaires granuleuses dont les

1. Mitrophanow (1903) a reconnu, dans des fragments sphériques de macronucléus de *Paramecium*, des figures chromatiques très ressemblantes à celles que présente le micronucléus. La chromatine s'y dispose en files de granules ou en bandes homogènes ; parfois même, il a vu (fig. 38, *d* de Mitrophanow) un véritable peloton tout à fait identique à un aspect de synapsis. Ceci corrobore ce que j'écris concernant l'orientation des microsomes dans le macronucléus.

grains sont tous sensiblement de même grosseur, et leur taille est assez élevée, on ne trouve plus, comme plus haut, à la fois de très fins granules et des fragments volumineux ; de plus, tous les grains, ou presque tous, fixent l'hématoxyline avec la même intensité et moins énergiquement que les fragments chromatiques de la figure précédente. Par contre, les différentes séries sont mieux indiquées et leur parallélisme plus visible. Tout le noyau paraît constitué, non d'un réseau, mais d'un peloton infiniment long qui serait le résultat d'addition de ces formes d'association granuleuses.

Est-ce que de telles séries d'association sont produites grâce à une tendance des microsomes, envisagée comme une propriété générale de la substance chromatique ? Ou bien, les chaînettes de granules sont-elles dues à l'influence de courants liquides intranucléaires ? Il est d'autant moins possible de prendre parti, que, souvent, les granules sont à la limite de la visibilité.

La figure 10, dessinée à un moins fort grossissement, donne la structure d'un noyau particulièrement clair dans la préparation. Le fond est constitué d'une substance finement granuleuse, identique à celle des figures 8 et 9. Le nombre des masses chromatiques plus volumineuses est relativement peu élevé, mais quelques-unes atteignent de grandes dimensions et elles se trouvent localisées dans la région centrale du macronucléus[1].

Quelques noyaux fournissent des aspects curieux, témoin celui de la figure 13. Les fragments plus volumineux ne se présentent plus sous une forme massive, mais bien comme s'ils étaient de véritables chromosomes fissurés. Ainsi la masse fondamentale granuleuse est parsemée, avec une certaine régularité, de sortes de chromosomes bivalents, de gémini. Les bâtonnets qui les composent sont si rapprochés, si identiques pour chaque couple, qu'il n'est guère possible d'expliquer leur formation autrement que par l'intervention d'une division de fragments massifs indivis, comme ceux de la précédente figure. On est vraiment ici en présence d'un clivage longitudinal ; et bien que cela ne paraisse pas avoir autrement d'importance en ce qui concerne l'évolution du macronucléus, c'est un fait qu'il convient de retenir. Il montre tout au moins (ce qu'on savait déjà) que le clivage des masses de chromatine est absolument indépendante de la division cellulaire et même de la division du noyau.

1. En ce qui concerne la membrane du macronucléus, MITROPHANOW (1903) écrit : « On décrit en général à la surface du macronucléus une membrane nucléaire, et, quelquefois, elle apparaît bien distincte, mais je ne trouve pas qu'on la puisse considérer comme une formation morphologiquement distincte des autres parties du noyau. »

B. Collin (1912) trouve dans un stade de croissance de jeunes macronucléi de *Ephelota gemmipara*, après conjugaison, de remarquables bâtonnets doubles incurvés, groupés par paires, qu'il nomme des pseudo-gémini. Tantôt, il en compte dix ou douze couples, tantôt une cinquantaine. Ils ressemblent étonnamment à des chromosomes fissurés. Mais ce sont des formations transitoires ; ils redeviennent fluides, perdent leur ordonnance deux par deux et subissent finalement la chromatolyse. Sans doute, suis-je tombé sur des formations similaires dans le macronucléus de *Paramecium*.

Si j'essaie maintenant de rassembler mes impressions sur la structure fine du macronucléus, il semble que cette structure est filo-granulaire, soit que des traînées filamenteuses semées de granules s'y montrent parfois avec une évidence indiscutable, soit que la chromatine se présente sous l'aspect de granules de même grosseur ou de taille variable, sériés selon des directions reconnaissables. Et tout ce système est d'ailleurs compatible avec une disposition vacuolaire, de plus ou moins longue durée, en rapport avec l'état physiologique du noyau.

La façon dont se comporte le macronucléus de quelques genres avant la division parle peut-être en faveur de cette interprétation. Ainsi, chez *Urostyla grandis*, après que les fragments du macronucléus se sont rassemblés, la masse qui résulte de la condensation des segments montre une structure filaire curieuse ; la substance chromatique se présente sous l'aspect d'un véritable peloton de faisceaux fibrillaires entremêlés (Balbiani, Henneguy, Fauré-Frémiet). Sans doute, ce peloton peut n'être qu'une formation tout à fait nouvelle, une sorte de cristallisation brusque sans relation génétique avec la structure figurée des stades antérieurs. Je suis cependant porté à croire qu'il représente seulement la forme condensée, contractée d'un peloton filo-granulaire, beaucoup plus grêle, beaucoup plus sinueux, préexistant dans le noyau au repos.

Un cas analogue est fourni par *Stentor cœruleus*. Alors que, dans les grains du chapelet macronucléaire au repos, la chromatine n'est visible que sous la forme de traînées floconneuses et plus ou moins granuleuses, très serrées, il en va tout autrement lors de la préparation à la division. Le noyau ramassé est alors constitué par un élément filamenteux bien différencié. Mais il convient de dire que ce filament n'est pas également chromatique dans toute sa longueur ; il donne au contraire l'impression d'une sorte de pointillé, et paraît être la somme d'un très grand nombre de fragments les uns très chromatiques, les autres peu ou point. On

peut admettre que le filament tout entier est formé de chromatine ; mais que, pendant un certain temps, pour des raisons inconnues, de place en place, sa substance est absolument rebelle au colorant. A la fin du processus de tassement sur lui-même, quand le noyau est devenu globuleux, le filament prend tout entier l'hématoxyline[1].

b. Observations de Fauré-Frémiet et de B. Collin

B. Collin, qui a observé des phénomènes très ressemblants à ceux-ci chez les Acinétiens, les décrit d'une façon différente, qui est très suggestive. « Dès que les courants de brassage ont acquis une certaine intensité, on voit, par pression réciproque, les microsomes s'étirer, puis s'orienter en piles parallèles aux courants, enfin (plus ou moins tôt, plus ou moins tard), se souder bout à bout entre eux, dans une même file, donnant ainsi naissance à des fibres continues où leur individualité semble en entier s'évanouir. On pourrait nommer ces stades, d'après l'analogie frappante que présentent les microsomes avec des bactéries diversement logées au sein d'un mucilage : stade en zooglée non orientée, puis en zooglée orientée, et enfin en zooglée pelotonnée ou filamenteuse. »

Mais que les granules chromatiques, les microsomes, soient alignés au repos, ou qu'ils soient librement en suspension dans le suc nucléaire, la question est peu importante. Le fait essentiel est que, d'accord avec les auteurs qui ont pratiqué l'observation sur le vivant, j'aie reconnu sur des individus tués la nature granuleuse du macronucléus de *Paramecium*. Il semble, en effet, de plus en plus certain que les structures granulaires sont les seules qui soient objectives.

C'est le mérite de Fauré-Frémiet d'avoir insisté sur ce point et d'avoir montré que ce qu'on peut décrire à la place des structures granulaires est presque toujours dû à des productions artificielles. Il n'existe sûrement pas, contrairement à ce que l'on a cru longtemps, de substratum indépendant de la chromatine, ni aucune trace de réseau lininien.

En 1905, lorsqu'il décrivait la structure fine du macronucléus des Vorticellides, cet auteur admettait encore que le noyau est constitué par un fin réseau (linine) sur lequel sont disposés les microsomes (chromatine),

1. Il ne faudrait cependant pas trop insister sur la réalité d'un tel peloton ; il est même au contraire extrêmement douteux qu'il puisse exister. C'est surtout lorsqu'on songe au peloton filamenteux du micronucléus des Paramécies, ce dernier authentique, qu'on admettrait à la rigueur l'existence dans certains cas d'un peloton granuleux, d'ailleurs assez dissimulé. Ne retenons donc que l'orientation, souvent manifeste, des microsomes.

qui sont sphérulaires. Mais, par la suite, il est arrivé à considérer la substance contenue à l'intérieur de la membrane nucléaire comme une solution colloïdale de chromatine, tenant en suspension un ou plusieurs nucléoles, et que les réactifs fixateurs précipitent. Cette solution renferme des granules de taille variable, et Fauré-Frémiet a montré, sur le vivant, que la taille des granules varie suivant l'alcalinité du milieu.

Chez certains noyaux de métazoaires à rôle exclusivement trophique, il retrouve la même structure granulaire que dans les macronucléi des Infusoires. Ainsi, dès 1905, il admettait l'analogie des noyaux polysphérulaires des infusoires ciliés avec les noyaux des glandes salivaires de *Notonecta* (Rhynchotes) ; mais, c'est en 1910 qu'il a fait l'étude physico-chimique de ces noyaux du type granuleux chez les Rhynchotes. La chromatine y est à l'état de solution colloïdale que les réactifs fixateurs précipitent. Les alcalis et les acides peuvent faire passer, in vivo, cette substance par tous les intermédiaires entre un *gel* homogène et un *sol* avec granulins animés de mouvements browniens. Si ces réactifs sont employés à dose faible, ces états sont réversibles. Les alcalis font de plus subir à la chromatine une transformation chimique irréversible qui en fait un composé insoluble visqueux.

Tout dernièrement, j'ai pu observer sur le vivant les deux macronucléi d'une espèce qui vit normalement sur les hydres d'eau douce, *Kerona pediculus*, et je me suis rendu compte qu'ils présentent aussi une structure granuleuse. Un bon exemple de noyau de métazoaire à structure granuleuse est encore celui de la cellule annexe nourricière que présente l'ovocyte de *Ophryotrocha puerilis* pendant la plus grande partie de sa période d'accroissement ; le rôle trophique de cette cellule est bien connu et la structure de son noyau le fait ressembler de très près à un macronucléus.

Chez les Acinétiens, B. Collin nie aussi l'existence d'un réseau chromatique nucléaire distinct ; le fait, dit-il, est indubitable « pour les noyaux pourvus d'énormes microsomes, comme ceux des *Tokophrya* et de quelques genres voisins ; le contour des sphérules est absolument net in vivo et sur coupes, et l'on ne saisit dans les espaces interposés, nul indice de l'existence d'un substratum capable de représenter la linine. »

Chez d'autres Acinètes, ceux à granules de moyenne dimension, les coupes montrent un substratum alvéolaire à réaction acidophile ; mais Collin « est tenté d'y voir une simple figure de coagulation donnée par un suc nucléaire plus riche en albumine que dans le cas précédent. »

Dans les noyaux à microsomes très fins, l'impression est plus confuse ; on aurait une substance intercalaire amorphe qui se prendrait en bloc sous l'influence des réactifs.

Enfin, pour terminer cette courte revue, je rappellerai les résultats du dernier travail de Fauré-Frémiet (1911). Il étudie la structure intime du macronucléus d'infusoires vivant dans les marais salants du Croisic. Il trouve une relation assez nette, et vraiment intéressante, entre le milieu et cette structure. A l'état normal, le noyau est dépourvu de granules, malgré l'acidité manifeste de son contenu, révélée par la sensibilité au rouge de toluène. Car, on sait que les nucléines, qui constituent vraisemblablement la partie chromatique de ces noyaux, sont peu solubles dans l'eau pure et sont précipitées en milieu acide[1], c'est ce qui explique la présence de granules colloïdaux dans les noyaux tels que le macronucléus des infusoires d'eau douce. Mais on sait aussi que les nucléines se gonflent ou se dissolvent en présence de NaCl ; ce serait donc uniquement à la forte salure de l'eau des marais salants que l'on doit l'absence des granules, la vacuité optique des macronucléi.

c. Formations cristalloïdes de Kudelski

Parmi les lots d'infusoires qui proviennent des divisions post-copulatoires, je rencontre un certain nombre d'individus qui méritent une étude particulière. Chez eux, le macronucléus est très volumineux, turgescent : sa surface est bombée et sa section est presque circulaire. Il n'existe pas d'espace lacunaire entre ce contour et le cytoplasme ambiant, comme cela arrive dans les autres individus après la fixation ; il semblerait même, au contraire, que la fixation n'a fait que le gonfler. Le micronucléus, lui aussi, paraît avoir gonflé ; mais, surtout, il est rejeté sur le côté du macronucléus, fait corrélatif de la turgescence de ce dernier et de la disparition de l'anfractuosité où il se loge à l'ordinaire.

D'autre part, le cytoplasme renferme une quantité considérable de vacuoles, qui sont sans doute alimentaires. Un certain nombre de ces vacuoles se trouvent en contact immédiat avec le bord du macronucléus. Leur présence est certainement liée à l'état très particulier du macronucléus, état qui est révélé par la structure que je vais maintenant décrire.

1. Il serait intéressant d'appliquer cette notion au pseudospirème précédemment décrit ; peut-être, en effet cette formation est-elle en rapport avec une acidité plus grande que la normale et due à l'inutilisation du suc macronucléaire.

Un coup d'œil sur la figure LXXIV montrera en quoi le noyau diffère de ce qu'il est dans les conditions normales. Dans les paramécies montées in toto dans le baume, après coloration à l'hémalun, un tel macronucléus se colore peu et sa teinte n'est guère plus vigoureuse que celle que prend le cytoplasme. Ce caractère est invariable ; aussi, lorsqu'on examine, à un faible grossissement, un lot de paramécies provenant des divisions post-copulatoires, est-il, grâce à lui, très facile de distinguer, du premier coup, les individus qui présentent la particularité en question.

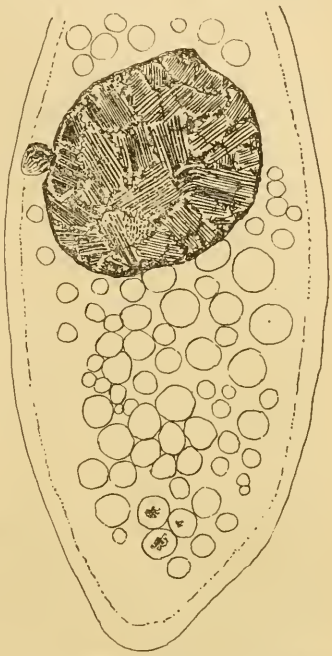


FIG. LXXIV. Macronucléus avec formations de KUDELSKI ; micronucléus rejeté dans le cytoplasme ; nombreuses vacuoles (× 500).

A un plus fort grossissement (400 environ), on reconnaît déjà dans le macronucléus : 1° une sorte de réseau à grandes mailles, dont la charpente est formée d'une substance chromatique ; 2° un nombre élevé de formations en bâtonnets, qui se trouvent logées dans les mailles et qui prennent très peu l'hémalun. Le réseau peut être plus ou moins important ; les travées, amincies par endroits, sont plus épaisses en d'autres. Il paraît correspondre à une sorte de résidu chromatique, comprimé par tout un système de vacuoles pressées les unes contre les autres, plutôt qu'à un appareil structural nucléaire, normal et défini[1]. A la périphérie, il est toujours plus épais, mais il faut tenir compte de ce que l'œil aperçoit ici la projection d'une surface courbe.

Dans certaines paramécies, le macronucléus est moins différencié. Il a déjà beaucoup perdu de sa colorabilité, mais il ne renferme encore que peu de bâtonnets allongés ; il est d'ailleurs moins volumineux et il semble bien qu'on ait alors affaire à un stade intermédiaire, dans la voie de différenciation qui conduit à la perte de colorabilité signalée plus haut. Des vacuoles allongées apparaissent à l'intérieur et entre elles

1. On trouve des transformations nucléaires très ressemblantes dans ce que DANGEARD (1901) a appelé le *caryophysème* des eugléniens. Le noyau subit une hypertrophie considérable et devient réticulé, son intérieur étant divisé en compartiments irréguliers par des trabécules de substance chromatique. Les compartiments sont occupés par une agglomération de corpuscules sphériques, bactéries parasites dénommées *Caryococcus hypertrophicus*.

on reconnaît de minces cloisons prenant encore vivement l'hémalun, tandis que le contenu des vacuoles ne le prend presque plus, parfois même plus du tout. Déjà, à l'intérieur des vacuoles, on distingue quelques bâtonnets ; mais leur nombre est encore restreint. Une large bande périphérique est intacte, ce qui tend à faire croire que la production des bâtonnets se fait avec une certaine lenteur et qu'à cet égard le macronucléus se décompose en régions dont l'état physiologique est légèrement différent.

Dans les coupes, on retrouve toutes ces formations. J'ai rencontré ainsi toute une série de macronucléi montrant tous les stades entre l'apparition de quelques bâtonnets et le remplissage complet du noyau par ces éléments. Cependant, ces conditions ne m'ont pas été d'un grand secours dans la recherche de leur origine, ni pour préciser leur nature.

Les bâtonnets eux-mêmes ont déjà été décrits un assez grand nombre de fois, et il existe toute une littérature en ce qui les concerne. Je reviendrai d'ailleurs sur ce point à la fin de cet article. J'ai fait agir sur eux le Magenta et aussi l'hématoxyline ferrique ; ils sont avides de ces colorants. Avec l'hématoxyline, ils se colorent le plus souvent en entier et ressemblent alors à des sortes de chromosomes allongés (fig. 14, 15) ; mais des chromosomes dont la forme serait beaucoup plus rigide, les bords plus réguliers, plus tranchés. Tous ne prennent pas uniformément une teinte noire ; les uns montrent dans le milieu une région incolore complètement, ou parsemée de quelques granules noirs. Parfois, si on pousse la décoloration, ils ne gardent que quelques traces d'hématoxyline le long des bords ; et même complètement décolorés, ces traces demeurent encore visibles.

Leur section transversale est circulaire ; quand ils sont décolorés, cette section paraît limitée par un cercle un peu sombre, tandis que son milieu paraît vide ; aussi, garde-t-on souvent l'impression que cette section est une sorte d'anneau et que les bâtonnets sont peut-être en réalité de petits tubes. Mais il est difficile de faire la part de la vérité et celle de l'illusion.

En général, ils se trouvent répartis par faisceaux de 20 à 25 ; et, au sein de chaque faisceau, les éléments sont assez rigoureusement parallèles et de même longueur. Quant aux faisceaux mêmes, ils sont parfois parallèles entre eux, mais plus souvent légèrement obliques ; il arrive même qu'un faisceau soit perpendiculaire à un autre, ou à d'autres. L'impression dominante est qu'il existe une orientation commune ; peu précise, il est vrai, mais certaine.

Dans deux ou trois cas, j'ai pu reconnaître que le centre du macronucléus n'était pas toujours nécessairement occupé par les bâtonnets. Il y persistait une masse protoplasmique ovoïde, très finement granuleuse et presque homogène, qui se colorait vivement par l'éosine. Autour d'elle, étaient répartis les différents faisceaux, d'une façon trop variable, d'un noyau à l'autre, pour qu'on en puisse tenir compte ici. Et, à la périphérie, régnait une mince couche de nucléoplasme peu différente de ce qu'elle est dans un macronucléus normal.

Si l'on compare un macronucléus pourvu d'une telle disposition intérieure, avec un autre au stade du pseudospirème, on constate qu'à peu de chose près, les faisceaux de bâtonnets se trouvent sur l'emplacement de ce dernier. Là, où circulent les gros cordons tordus spirémateux, s'allongent les bottes de cristalloïdes ; il est donc possible que les branches principales de pseudospirème et les faisceaux de bâtonnets soient des formes différentes de la chromatine dans les mêmes endroits du noyau. Les unes et les autres seraient en rapport avec un même système de centres de concentration chromatiques. Mais pour cela, il faudrait avant tout montrer en quoi les bâtonnets peuvent être apparentés à la chromatine, et je reviendrai bientôt sur ce point.

Dans cette hypothèse, il y aurait donc des centres plus ou moins fixes, autour desquels la substance du noyau se concentrerait sous des formes variées, à certaines dates de l'évolution de cette substance remarquable par son métabolisme. Peut-être alors, ces centres sont-ils liés, d'une façon ou d'une autre, à la production si caractéristique des boudins chromatiques, par où passe le macronucléus avant de disparaître à la suite d'une conjugaison.

Il n'est pas possible de démontrer pareille proposition ; et c'est regrettable, car la question est importante. Il ne s'agit d'ailleurs que du vieux problème de la fixité du nombre des unités chromatiques dans les noyaux d'une espèce donnée. Sans doute, il n'est pas permis de parler ici de persistance chromosomique ; mais une explication vraiment scientifique de la propriété qu'ont les noyaux de se résoudre en un nombre égal de fragments chromatiques est toujours vivement attendue.

Une autre remarque intéressante est la suivante. Plus d'une fois, j'ai pu observer que les bâtonnets ne sont pas toujours rectilignes, mais qu'ils se courbent tantôt dans leur milieu (assez rarement), tantôt à l'une de leurs extrémités. Alors, la partie courbée semblait être en continuité avec une de ces bandes sinueuses, dont j'ai parlé plus haut à propos des

figures 8-12. Tout se présentait, comme si des bâtonnets n'étaient pas encore complètement constitués, et comme si, d'autre part, ils se formaient de la substance des bandes sinueuses, par condensation de celle-ci. Une partie d'une bande, par exemple, serait déjà condensée, tandis que le reste se présenterait encore à l'état filamenteux. Tandis que la partie condensée en bâtonnet se colore très vivement par l'hématoxyline, l'autre partie se colore très peu. Comme l'intensité de la coloration est en raison de la concentration de la substance chromatique, il paraît très possible que les bâtonnets se forment aux dépens des bandes sinueuses, des traînées floconneuses de certains noyaux au repos, et représentent un état second de celles-ci.

Or, les bâtonnets sont certainement des cristalloïdes, des sortes d'aiguilles, semblables aux formes cristallines de beaucoup de corps organiques. Ce sont certainement tout autre chose que des fibres ; cela peut être d'autant plus facilement accepté qu'on a signalé, depuis longtemps, la présence de cristalloïdes, non seulement dans le cytoplasme de certaines cellules, mais encore dans le noyau (travaux de List et surtout ceux de Zimmerman).

Etant donné que les filaments et les bandes de la trame du macronucléus représentent une partie de sa substance chromatique, c'est-à-dire, en somme, quelque chose qui se rapproche beaucoup des chromosomes, le problème qui se pose est particulièrement intéressant. Serions-nous en présence d'une forme cristalline de la chromatine ? Les bâtonnets sont-ils, oui ou non, des sortes de chromosomes à forme plus définie, plus géométrique que les chromosomes ordinaires ?

Si on pouvait prouver que les bâtonnets représentent bien de la substance chromosomique, on ferait faire un réel progrès à la notion du chromosome. Car on montrerait : d'abord, que les chromosomes sont réellement des sortes de cristaux fluides ; ensuite, que la chromatine peut revêtir, au moins dans un cas, celui qui nous occupe, une forme cristalline plus élevée que celle de chromosome.

Mais il faut ajouter que le problème peut être examiné sous un jour différent. Par exemple on peut fort bien négliger les rapports que j'ai cru trouver entre les filaments de la trame antérieure et les bâtonnets cristallins, considérer les filaments comme répondant à la structure à un moment donné et les bâtonnets à une autre structure à un autre moment, n'établir aucun lien génétique entre les premiers et les seconds. Les bâtonnets succèdent aux bandes granuleuses, mais ils n'ont aucune rela-

tion morphologique avec elles. Cette façon d'envisager la question est même plus libre, plus scientifique ; mais il faut alors supposer que la substance chromatique, décrite comme il a été fait plus haut, s'est liquéfiée à partir d'un moment. Le produit de la dissolution a dû occuper des vacuoles creusées dans le macronucléus. Puis, il s'est cristallisé sous la forme des bâtonnets.

Il est très possible que la genèse de ces derniers ait eu lieu en effet à la suite d'une liquéfaction préalable. Cependant, je n'ai pas rencontré de noyaux présentant de telles vacuoles, à l'intérieur desquelles la substance serait homogène. Au contraire, il semble que le nombre des bâtonnets commence par être peu élevé, puis ce nombre croît peu à peu, comme si de nouveaux filaments de la trame, en se contractant et se condensant, ajoutaient des bâtonnets aux faisceaux déjà en partie constitués.

Quoi qu'il en soit, il est probable qu'au bout d'un temps très court, les formations cristalloïdes disparaissent et le macronucléus reprend son aspect habituel. Je n'ai pas observé ce retour, et, sans doute, pour l'observer, il faudrait faire, de cette partie de l'évolution du macronucléus, le sujet de recherches tout à fait spéciales. Si les bâtonnets représentent des filaments chromatiques très condensés, on peut admettre qu'en se gonflant et en s'allongeant ils réoccupent entièrement la région du noyau où ils s'étaient formés. Tout se passerait, alors, comme à la télophase, quand les chromosomes grossissent et s'alvéolisent en s'allongeant considérablement.

Dans sa note de 1908, Kudelski considérait les bâtonnets comme les derniers stades de *la métamorphose de la substance nucléaire* ; leur apparition est subite, ils manifestent une grande variabilité vis-à-vis de la lumière et se comportent différemment à l'égard des réactifs colorants. Tantôt ils ressemblent à des aiguilles de verre et ne se colorent pas ; tantôt, ils se colorent énergiquement. Ils grandissent aux dépens de la substance nucléaire qui subit alors une certaine modification, une sorte de destruction. Kudelski voit dans leur formation un processus de *cristallisation* dans le noyau ; Hafkine voyait au contraire dans ces bâtonnets trois genres de parasites, et même, il en a représenté en voie de division ! [1]

1. B. Collin (1912) a rencontré aussi de ces formations de Kudelski, mais il paraît ignorer les recherches de cet auteur et en être resté, en ce qui les concerne, à l'opinion de Hafkine (1890) qui en fait des bactéries endoparasites. Pourtant, dans le travail de Mitrophanow (1903) que Collin a certainement lu, les prétendues bactéries sont considérées comme des cristalloïdes et les élèves de Mitrophanow ont encore, plus récemment et à plusieurs reprises, affirmé cette opinion. Collin a trouvé de semblables formations chez une *Ephelota* commensale des Pyrosomes et chez *Ephelota sessilis* ; il en fait toujours des bactériacées parasites filamenteuses disposées en faisceaux.

d. Formations chromosomiques de Mitrophanow

Je dois dire maintenant quelques mots sur d'autres particularités que m'ont montré quelques macronucléi. La figure LXXV représente l'appareil nucléaire d'une paramécie, où le macronucléus était curieux à plusieurs égards. D'un côté, se trouvait une grande dépression qui ne paraissait pas résulter de l'action déformante du fixateur. Elle ne renfermait aucune esclave et sans doute contenait-elle un liquide très peu riche en albumine, car on n'y trouvait aucune trace de précipité. De l'autre côté, le noyau était gonflé et fortement convexe. La plus grande partie avait la structure filo-granulaire habituelle ; mais, dans la région avoisinant la dépression, se trouvaient des formations très curieuses. Elles sont assez exactement reproduites dans le dessin ; la substance chromatique semble s'être concentrée selon des bandes régulières, disposées par paires. Le contour de ces bandes est épineux, déchiqueté ; et les épines, les aspérités sont en continuité directe avec la trame chromatique ambiante. Entre les deux bandes, dans chaque paire, se trouve resserré un espace clair qui semble ne renfermer que du suc nucléaire, incolore.

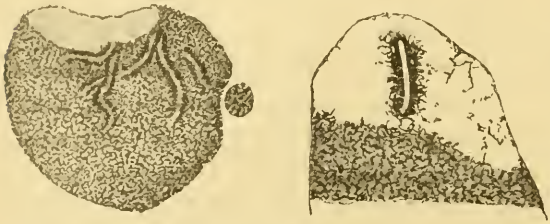


FIG. LXXV et LXXVI. Formations de MITROPHANOW dans le macronucléus (En LXXV : × 600 ; en LXXVI : × 800).

En faisant varier la mise au point, on voit qu'en réalité les bandes doubles correspondent à la coupe optique de sortes de vaisseaux ou de manchons de substance chromatique et on leur trouve une section circulaire. Leur relation avec la bordure du macronucléus n'est pas nette, mais peut-être sont-elles en continuité avec la membrane nucléaire. Ce qui frappe le plus, c'est d'abord leur structure tubulaire ; c'est ensuite les relations étroites de la chromatine qui les limite avec la substance chromatique du reste du noyau. Quelle est la signification de ces tubes à paroi de chromatine ; que représentent-ils dans l'activité physiologique du macronucléus ? L'examen des figures suivantes permettra de mieux comprendre le processus de leur formation.

Dans la figure LXXVI est représentée une moitié seulement du macronucléus. A l'extrémité, on trouve une grande lacune renfermant dans son milieu une formation très curieuse. L'axe de celle-ci est occupé par un

bâtonnet de substance réfringente que l'hémalun ne colore pas ; autour de cette baguette axiale, légèrement courbée, à un de ces bouts, se trouve un feutrage très épais et fortement colorable qui a l'aspect d'une brosse d'écouvillon. Les relations qui existent encore, entre la substance velue de cet écouvillon et le reste du macronucléus, montrent qu'elle représente simplement la trame chromatique qui remplissait auparavant l'espace maintenant lacunaire de cette extrémité du macronucléus. La formation du cristalloïde, c'est-à-dire de la baguette axiale brillante, a sans doute été cause du transport de la substance chromatique vers la baguette. Peut-être même y a-t-il eu un véritable arrachement de la trame dans tout le voisinage de ce cristalloïde. Entre la formation et la paroi du noyau, il existe d'ailleurs de minces traces chromatiques démontrant à l'évidence la réalité d'un transport centripète de la chromatine autour du cristalloïde. Quant à ce dernier, que signifie-t-il ? Provient-il directement du suc nucléaire, ou bien est-ce de la chromatine transformée en un produit cristallisable, comment pourrait-on répondre ?

La figure 5, pl. I, montre une formation très différente au premier regard, mais qui se rapporte au même processus fondamental. Il s'agit encore d'une extrémité de macronucléus comme dans le cas précédent.

Au sommet de cette extrémité, on peut voir une sorte de petit aiguillon trapu, formé d'une substance éosinophile qui paraît provenir du suc nucléaire. Il est situé d'une façon très curieuse, entre la limite du macronucléus et la bordure de la vacuole cytoplasmique qui renferme ce dernier. La région du macronucléus où s'implante cet aiguillon forme une sorte de calotte chromatique, où les granules chromatiques se sont accumulés en telle abondance qu'elle paraît presque homogène. Sur le pourtour de la calotte, vivement colorée en noir par l'hématoxyline, nous retrouvons la trame chromatique fondamentale du macronucléus ; immédiatement à la périphérie de la calotte, elle est assez peu dense et montre beaucoup de traînées filamenteuses ; dans cet endroit au moins, la substance chromatique du macronucléus était tout autre chose qu'un semis de granules et la structure y était bien réellement filo-granulaire. Le reste du noyau était, comme le plus souvent, constitué par un mélange de traînées filo-granuleuses et de grains libres dans le suc nucléaire.

Sans aucun doute possible, les trois cas que je viens de décrire relèvent d'une explication commune et celle-ci doit être cherchée dans les rapports qui existent entre les divers éléments structuraux du macronucléus, ou mieux, dans une rupture d'équilibre entre ces éléments. D'une part

nous voyons la substance chromatique se condenser en certains points, et même, nous assistons à son transport particulaire vers des centres nettement indiqués. De l'autre, nous voyons ces centres de condensation de la chromatine occupés par des formations d'apparence cristalline et qui, cependant, semblent montrer de grandes analogies avec le suc nucléaire.

Si, comme il est probable, les formations cristallines sont du suc nucléaire condensé, il faut admettre qu'une séparation morphologique très nette s'est faite, dans les endroits étudiés, entre les deux substances principales du noyau.

Un travail très intéressant de Mitrophanow (**1903**) a précisément été consacré à cette question. Dans ses préparations et dans celles de ses élèves (Petchenko, Khainsky, Kudelski) il a trouvé toute une série de changements intérieurs qui s'accomplissent dans le macronucléus des Paramécies et qu'on peut caractériser comme produites par le « déplacement de la Substance chromatophile ».

Les premiers changements intérieurs consistent dans l'accumulation des granulations chromatophiles vers la surface ; ou bien, ils quittent la périphérie et s'accumulent vers le centre. Quoi qu'il en soit, dans les régions où s'accumule la chromatine, on ne tarde pas à voir se former des corpuscules et des sortes de bâtonnets prenant vivement l'ématoxyline. Puis, se montrent enfin des bâtonnets à double contour, d'abord un, puis deux ; et leur nombre peut varier beaucoup par la suite, aller de six à vingt-deux et même à vingt-cinq. Ils apparaissent surtout à la périphérie du noyau ou du moins la touchent-ils par une de leurs extrémités. Sur les coupes fines, on reconnaît que ces bâtonnets à double contour représentent de petits tubes.

Pour Mitrophanow, ces formations rappellent les chromosomes de la métaphase, et c'est pourquoi il les a nommé *chromosomes du macronucléus*, sans penser toutefois identifier la substance chromatophile du macronucléus avec la substance chromosomique des cellules supérieures. Il croit que ces chromosomes ne présentent pas une formation accidentelle et transitoire provoquée par les changements expérimentaux, mais qu'ils apparaissent dans des conditions naturelles comme un phénomène normal.

D'après lui, le fait important est le déplacement ou la dislocation de deux parties, constitutives du macronucléus, l'une colorable et l'autre formée par une substance achromatique. Les dislocations représentent des phénomènes normaux, mais on peut les reproduire et même les rendre plus

profondes par l'expérimentation. En particulier, en soumettant les paramécies à de grandes variations de température, il est arrivé à provoquer une séparation presque radicale des deux substances.

Personnellement, je ne crois pas du tout que les formations en tube puissent être en rien comparées à des chromosomes véritables. Si les tubes de la figure LXXV rappellent un peu les dessins que certains auteurs ont donné pour des chromosomes qu'ils considéraient comme tubuleux, par contre, la formation de la figure LXXVI est déjà bien différente ; que dire après de celle de la figure 5 ? Rien n'y peut être comparé à une formation chromosomique. On fait fausse route, si on considère la chromatine comme jouant ici le premier rôle. Je préfère accorder, au contraire, au suc nucléaire, une action capitale dans les transformations internes que je viens de décrire. Ainsi, d'après moi, il y aurait d'abord pour une raison inconnue, condensation, en des endroits donnés, du suc nucléaire, devenu plus épais, plus facilement coagulable. La condensation ayant commencé, se poursuivrait lentement et il y aurait un appel du suc périphérique vers ces centres de concentration. Toute une zone subirait ainsi une attraction spéciale à direction centripète ; le suc nucléaire, en marche vers chaque centre, entraînerait avec lui les granules chromatiques en suspensions qui s'accumuleraient peu à peu autour du centre ; d'où ces aspects de la substance chromatophile indiquant si nettement un apport venu de la périphérie de la zone d'attraction.

Dans le cas de la dernière figure, le suc nucléaire aurait fait issue à l'extrémité du noyau sous forme d'une goutte visqueuse solidifiée par le fixateur. Pendant la sortie de la gouttelette, la substance chromatophile entraînée dans le même mouvement aurait été arrêtée à la limite du noyau s'y serait accumulée si fortement qu'elle paraît homogène. Peut-être cela, loin d'être exceptionnel, doit-il être considéré comme un exemple d'émission courante du suc nucléaire dans le cytoplasme ; après l'émission, le noyau diminue de volume et paraît plus riche en substance chromatophile ; c'est-à-dire que l'équilibre normal est rompu entre le suc nucléaire et l'ensemble des granules chromatiques. Ici, le suc nucléaire diminue parce qu'une partie sort du noyau. Dans le cas des deux figures LXXV et LXXVI, il diminue parce qu'une partie s'est condensée sous forme de bâtonnet rigide. En ce qui concerne le cas de la figure 5, pl. I, ajoutons que cette émission de suc nucléaire dans le cytoplasme accompagnée de diminution de volume du noyau s'accorderait très bien avec les idées de KHAINSKY (1910) exposées plus haut.

Quoi qu'il en soit, voici toute une catégorie de faits bien établis et nombreux (en tenant compte de tous ceux signalés par les zoologistes de Varsovie) qui concordent tous entre eux. Il ne leur manque plus qu'une explication générale. MITROPHANOW a bien montré qu'au point de vue morphologique ils consistaient dans une séparation, une dislocation des parties constitutives du macronucléus intimement reliées l'une à l'autre et qui se trouvent à l'état normal distribuées également dans tout le noyau. Il faudrait reprendre toutes ces observations à un point de vue physico-chimique ; et peut-être arriverait-on à mieux saisir les rapports de ces changements nucléaires avec l'état du cytoplasme et les conditions d'existence, avec la physiologie de la paramécie.

e. Division du macronucléus

Je passerai rapidement sur cette question, je n'ai rien de nouveau à ajouter aux connaissances sur la façon dont se partage ce noyau. Sa division est une amitose au premier chef, la plus simple qu'on puisse imaginer.

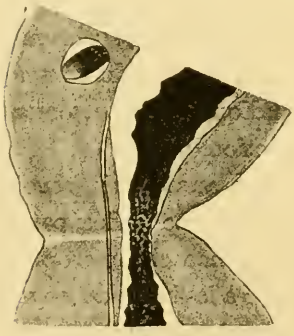


FIG. LXXVII. Étranglement du macronucléus dans la scissiparité ; le micronucléus comme dans la figure I (× 800).

Le macronucléus s'allonge, quoique en se contractant et en paraissant par là même, devenir plus chromatophile. Puis, il prend la forme d'une double massue ; la région intermédiaire s'amincit peu à peu, tandis que les deux parties massuées grossissent. Sur des individus examinés en entier, ces deux parties sont formées d'une substance extrêmement dense et il est à peu près impossible de reconnaître comment la chromatine s'y dispose ; par contre, dans la région rétrécie qui va s'étrangler, on distingue : une substance fondamentale incolore, et des granules de chromatine assez distants les uns des autres et assez peu nombreux, parfois alignés, comme dans la figure LXXVII, selon des rangées filo-granulaires ; mais plus souvent, ils sont répartis sans ordre.

Puis l'étranglement a lieu et chacun des deux noyaux-fils est, pendant un certain temps, pourvu d'un court pédoncule granuleux.

J'ai observé aussi la division du macronucléus chez un autre infusoire, *Euplotes patella*. A l'état normal, le noyau de cette espèce possède une forme rubanaire très caractéristique, assez ressemblante à celle du macro-

nucléus, de certaines vorticelles ; alors, fixé et coloré, il renferme un grand nombre de blocs de chromatine plus ou moins anguleux et de taille variable, tenus en suspension dans une substance incolore ; quelquefois, ces blocs paraissent orientés comme s'ils constituaient de longues bandes moniliformes disposées en hélice, mais cet aspect n'est pas général[1].

Lorsque le macronucléus de *Euplotes* se divise, il quitte la forme rubanée et prend l'aspect reproduit dans la figure LXXVIII. Alors, il est manifeste que les grains de chromatine sont orientés et disposés sur des rangées parallèles bien indiquées. Je n'ai pas étudié suffisamment ce point pour avoir une opinion ferme, mais il semble possible que les rangées de blocs correspondent au filament pelotonné que l'on trouve, par exemple, dans le micronucléus de *Paramecium*. La division de ce noyau serait alors un peu plus que l'étranglement d'une masse visqueuse à l'état de solution colloïdale ; elle serait encore la division transversale d'une sorte de peloton granuleux dont les branches sont à un moment donné orientées, tendues entre deux pôles opposés. Cette division rappelle celle du macronucléus des Acinètes étudiés par B. COLLIN et que j'ai décrite par ailleurs ; mais, ici, la concentration des particules chromatiques n'irait pas jusqu'à la soudure bout à bout et ne donnerait pas naissance à des fibres chromatiques continues. Retenons seulement l'orientation des particules en files parallèles.

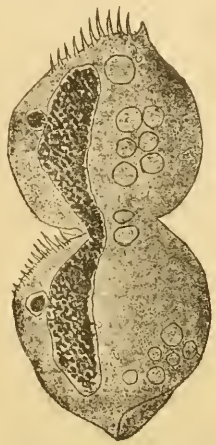


FIG. LXXVIII. Division du macronucléus chez *Euplotes patella* (× 400).

Si la division du macronucléus est assez facile à suivre, il serait par contre plus délicat d'établir les circonstances qui le déterminent à se diviser. Il est presque certain, en tous cas, qu'il est tout à fait passif et très peu sensible, pour son compte personnel, au mouvement. Sans doute, le cytoplasme, seul, par suite d'un déséquilibre momentané entre son état physico-chimique et le milieu, joue un rôle important dans l'incident de la scissiparité. D'autre part, que le micronucléus subisse la division le premier, ne signifie pas qu'il possède des propriétés dynamiques, excep-

1. P. DELLA VALLE trouve en étudiant la multiplication des érythrocytes de la Salamandre tous les passages entre l'amitose et la mitose. L'abandon de la forme mitotique ou mieux l'altération du processus mitotique est en rapport avec une élévation du nombre des éléments chromatiques. Il ramène les formes de passage à quatre types : *pleiomère, pleistomère, miriomère, afanimère* ; la mitose est appelée division *étomère*. Les trois premiers types comprennent une pulvérisation de plus en plus grande des éléments chromatiques ; le type afanimère correspond à l'amitose proprement dite. La division du macronucléus de *Euplotes patella* telle que je l'ai décrite serait une sorte de division pleistomère.

tionnelles comme le pensent ceux qui lui attribuent la direction de la division de l'infusoire. Il réagit plus vite aux conditions déterminantes de la division que le cytoplasme et que le macronucléus, mais dans la même mesure que, dans une épibolie, les microblastes par rapport aux gros blastomères.

f. Quelques mots sur la structure de l'endoplasme

Ce sera surtout pour rappeler où en sont les recherches à ce sujet. Sur les préparations au TELLYESNICSZKY, la substance fondamentale du cytoplasme prend souvent la structure alvéolaire. J'ai reproduit plus ou moins heureusement quelques aspects de cette structure dans les figures 1 et 5 ; en particulier, la figure 5 montre un endoplasme où la structure alvéolaire était très fine et régulière. En l'analysant de près, on reconnaît qu'elle consiste en un arrangement de granules extrêmement petits juxtaposés ; les parois des alvéoles ont donc aussi une structure filo-granulaire. Ces granules retiennent parfois l'hématoxyline avec une certaine énergie, signe que leur substance est assez concentrée. Comment sont-ils réunis les uns aux autres, existe-t-il une substance albuminoïde précipitée qui les cimente en se coagulant ? Il serait difficile de répondre à une telle demande[1].

Dans la figure 2 pl. I,, j'ai représenté un fragment de cytoplasme qui, même fixé, montrait une structure granuleuse fondamentale ; peu ou point d'alvéoles, mais un semis de granules serrés les uns contre les autres ; peut-être, sont-ils des formations naturelles et non nécessairement des précipités d'une substance plus homogène ?

Pour FAURÉ-FRÉMIET (1910), dont la compétence est bien connue dans cette matière, la substance fondamentale à l'état vivant apparaît chez les infusoires ciliés, à peu près telle que DUJARDIN l'a décrite sous le nom de sarcode. Elle est homogène ; les liquides fixateurs la précipitent, en fixant dans leur forme les détails qui existent, mais en créant en même temps des structures qui n'existaient pas ; granulins, granules et réseaux sont chez un grand nombre d'infusoires de simples artefacts.

1. Le cytoplasme présente toujours des vacuoles, plus ou moins nombreuses, dispersées ou contiguës, comme on les voit dans les figures 1 et 5 pl. I. Après coloration à l'hématoxyline ferrique, elles sont pourvues d'une membrane chromatique, parfois fort épaisse ; d'ailleurs, l'épaisseur est, pour une même vacuole, variable d'un point à un autre. S'agit-il d'une véritable membrane formée par précipitation à la limite entre deux liquides de propriétés différentes ? ou bien d'un produit de sécrétion encroûtant la bordure nue du cytoplasme ? PROWAZEK (1910) a vu chez *Colpidium colpoda* de pareilles vacuoles, entourées d'une telle membrane, persister avec elle pendant la diffluence du cytoplasme.

Il décrit deux types différents de structure : le type *homogène* et le type *filaire*. *Paramecium*, *Glaucoma* font partie du type homogène. Pour le second type (*Loxodes*, *Stentor*, *Urostyla*), il existerait deux substances fluides dans l'endoplasme : l'une dense et visqueuse formant un large réseau ou une masse filaire ; l'autre plus fluide, miscible avec l'eau et qui baigne la première. Les réactifs fixateurs ont pour effet immédiat de détruire le réseau ou les filaments de la masse filaire et de précipiter l'endoplasme en petites boulettes granuleuses.

Dans son travail de 1911, Fauré-Frémiet décrit une troisième catégorie de cytoplasme : le cytoplasme *hétérogène*, formé tantôt par un réseau, par une masse filaire ou par une émulsion typique. Ainsi, chez *Fabrea salina*, le cytoplasme présente la structure alvéolaire de Bütschli. L'une des deux parties du système cytoplasmique est plus visqueuse que l'autre et renferme toutes les inclusions : mitochondries, pigment, graisse ; elle forme le réseau à mailles régulières, c'est le hyaloplasme. La deuxième partie, très fluide et riche en eau est formée de globules ou vacuoles paraplasmiques.

Comme on voit, tous les types classiques de structure peuvent se rencontrer chez les infusoires, en passant d'une espèce à une autre. Aussi, convient-il d'être très prudent dans ces sortes d'observations et éviter de généraliser ; peut-être que, dans certains cas non étudiés, un même infusoire présente successivement deux types de structure. La position adoptée par Prowazek (**1910**) à cet égard, n'est pas mauvaise ; car il admet pour l'endoplasme un état polymorphe et changeant, tantôt alvéolaire et tantôt homogène. De toute façon, il paraît un peu prématuré d'enterrer les alvéoles de Bütschli et de les considérer comme de purs artefacts, ainsi que le fait B. Collin (**1912**).

Chapitre VI

LES PHÉNOMÈNES NUCLÉAIRES PENDANT LA CONJUGAISON CHEZ COLPIDIUM TRUNCATUM

J'ai pu suivre aussi, d'une manière assez satisfaisante, les phases de la conjugaison d'un petit infusoire du genre *Colpidium*. Je l'ai longtemps considéré comme étant l'espèce *C. colpoda*, mais il me paraît maintenant devoir être rapporté à l'espèce voisine *C. truncatum*.

C. colpoda a été étudiée par Maupas (1889) et plus tard par Hoyer (1899) ; *C. truncatum* a été aussi étudiée par Maupas (1889), mais de façon incomplète.

Fig. lxxix. Fragment de *Colpidium truncatum* ; début de la conjugaison, micronucléus entaillé (× 1200).

Première division. — Le micronucléus au repos se présente sous la forme d'une boulette plus ou moins homogène, où il n'est guère possible de reconnaître une structure définie. Très peu de temps après que les individus se sont accolés, le micronucléus commence à gonfler et il apparaît bientôt comme échancré sur le côté (fig. lxxix). Le gonflement se poursuit et nous trouvons des aspects comme ceux des figures lxxx-lxxxii. Dans la figure lxxx, les micronucléi ont acquis déjà une grande taille et se sont un peu éloignés du macronucléus ; ils apparaissent comme constitués d'un élément filamenteux chromatique serré qui, en quelques endroits, supporte des empâtements de coagulation qui prennent énergiquement le colorant. Ce qui frappe tout d'abord, c'est la forme fuselée des micronucléi, et c'est encore l'entaille profonde qui les parcourt dans le sens de la longueur. Tout se passe comme si le noyau était composé de deux faisceaux filamenteux entièrement ou presque entièrement séparés l'un de l'autre. Cette particularité est fort curieuse ; nous la retrouverons dans des stades ultérieurs, ce qui prouve bien que c'est là une propriété générale du micronucléus de cette espèce et non un caractère propre à la première division seulement.

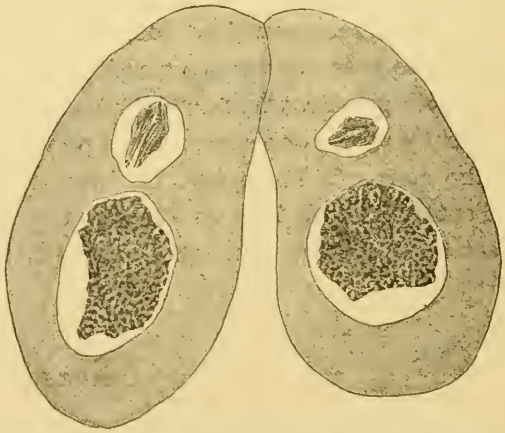


Fig. lxxx. Début de la conjugaison ; entaille profonde du micronucléus le partageant en deux moitiés longitudinales (× 1200).

Les dimensions de ces noyaux étant, même à ce stade, fort petites, il est impossible d'apporter plus de précision dans la description de leur structure. Ainsi, on ne pourrait dire si l'élément filamenteux qui le constitue, est un filament continu et bouclé comme chez *Paramecium*, ou bien s'il comprend des fibres chromatiques indépendantes.

Au stade suivant, quelques filaments tendus d'une extrémité à l'autre se sont épaissis, et l'on obtient bientôt dans le centre du noyau des formations en bâtonnets qui ressemblent beaucoup, en effet, à de véritables chromosomes. La figure LXXXIII représente les micronucléi de deux individus du même couple. Ils sont à peu près au même degré de différenciation ; l'un est toutefois un peu en avance sur l'autre. Dans le premier, les bâtonnets paraissent clivés selon toute leur longueur. Dans l'autre, au contraire, ils ont encore l'aspect moniliforme qui caractérise les chromosomes au repos, ou à l'état leptotène. Il semble bien que l'on ait, dans chaque noyau, quatre chromosomes, lesquels sont certainement répartis en deux groupes de deux.

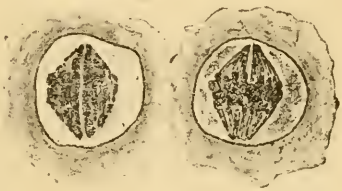


FIG. LXXXI. Comme pour la figure précédente, deux micronucléi provenant d'un même couple (× 2400).

La figure LXXXI se rapporte à un stade intermédiaire entre celui de la figure LXXIX et celui de la figure LXXX. Dans la figure LXXXII on trouve encore les deux micronucléi d'un même couple ; l'un est vu dans le sens de la longueur et il est tout à fait ressemblant aux noyaux de la figure LXXX ; l'autre est vu d'en haut et obliquement, il montre déjà les formations en bâtonnets chromosomiques.

Il faut noter que, dans tous les stades précédents, la partie chroma-

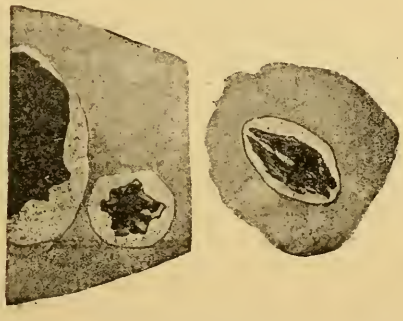


FIG. LXXXII. Deux micronucléi au début de la conjugaison (× 1800).

FIG. LXXXIII. Les deux micronucléi d'un même couple montrant l'apparition des formations chromosomiques. (× 1800).

tique occupe seulement la région centrale du noyau, tout comme si elle n'en représentait que la masse nucléolaire ; le reste est incolore et l'on croirait même qu'un décollement a eu lieu entre cette partie chromatique et la membrane nucléaire éloignée. Mais, bientôt, la substance non

colorée (à l'hémalun) fournit un grand nombre de fibres achromatiques (lesquelles se laissent d'ailleurs colorer assez intensément par l'hémalun), et l'ensemble du noyau qui continue à gonfler devient un gros fuseau (fig. LXXXVI). Le noyau tout entier entre dans la constitution de ce fuseau qui est limité par la membrane nucléaire. Comme le nombre des bâtonnets chromosomiques est peu élevé, beaucoup de fibres achromatiques ne s'attachent pas à ceux-ci et n'ont aucun rapport avec eux.

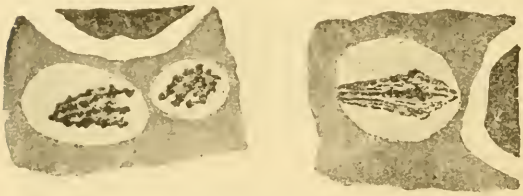


FIG. LXXXIV. A gauche début de la division I, à droite, après la division I (× 1800).

Le nombre des chromosomes représenté dans la précédente figure paraît supérieur à 4 ; mais il se pourrait aussi que ce nombre ne dépassât pas 4, car les chromosomes étaient encore à ce stade contournés, avec une allure spirémateuse, et il n'était pas commode de reconnaître les extrémités de chacun.

Quoi qu'il en soit, ils étaient disposés dans le fuseau de telle façon que celui-ci s'étirant, ils devaient se couper transversalement. J'en conclus que cette première division ne comporte pas autre chose qu'une division transversale. La figure LXXXVII représente un stade de l'anaphase et elle confirme cette opinion. A coup sûr, nous avons ici affaire à l'étirement progressif de gros filaments chromosomiques qui finissent par se rompre dans le milieu, au niveau de l'équateur du fuseau.

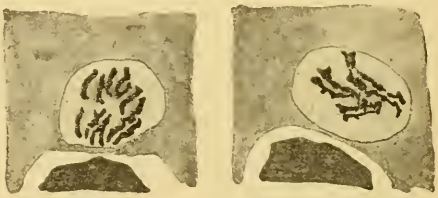


FIG. LXXXV. Aspects de la première division (× 1800).

Quant à l'individualité des chromosomes, cette dernière figure n'en donne pas une idée bien favorable ; car, il est difficile d'y faire la différence entre la substance de chaque chromosome et celle de la fibre qui est dans son prolongement[1]. La substance chromatique elle-même est fra-

1. Chez les Acinétiens, on ne trouve pas trace de chromosomes distincts dans les divisions micronucléaires ; parfois même le noyau, de structure fibreuse, ne présente aucun élément chromatique colorable électivement par l'hématoxyline ferrique. Chez *Tokophrya cyclopum*, B. COLLIN (1912) décrit ainsi la structure des micronucléi pendant la division : le noyau gonfle d'abord énormément et on voit apparaître un réseau alvéolaire pourvu de granules oxychromatiques aux points nodaux ; *jamais on n'y observe le moindre élément basophile*. Puis, ce réseau s'étire, biconique ne montrant pas la moindre trace de granule ; ce fuseau est tout entier oxychromatique. Après la télophase, les mailles reparaissent dans les noyaux frères. Chez *Ephelota gemmipaca* (divisions de conjugaison) il existe à la prophase des granules basi-chromatiques uniformément répartis sur un réseau ; à la métaphase, les granules s'ordonnent en files moniliformes vers la région équatoriale, mais sans jamais se fusionner en chromosomes compacts.

mentée, comme si elle s'était disloquée en lambeaux indifférents. On saisit ici sur le vif l'inconstance des formes chromosomiques que montrent les infusoires de ce groupe (j'entends le groupe des infusoires à chromosomes) ; leur durée est le plus souvent extrêmement éphémère et il est très difficile à cause de cela de définir le mode de division du noyau ; *dans une même division, on rencontre à la fois des caractères de mitose et d'amitose fibrillaire*[1].

Dans la figure LXXXVIII, on voit la fin de la première division ; le nombre des chromosomes semble toujours être de 4, quoique ici les

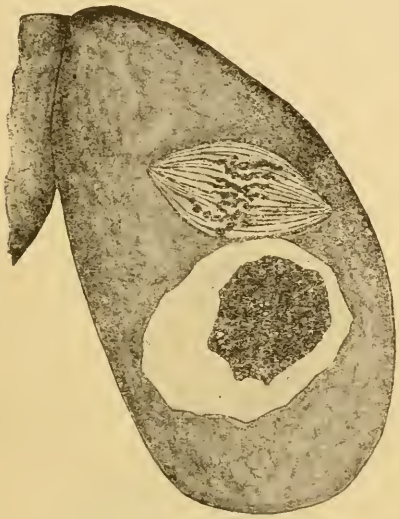


FIG. LXXXVI. Métaphase I (× 1600).

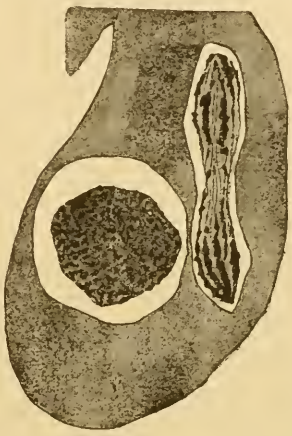


FIG. LXXXVII. Anaphase I (× 1600).

résultats soient un peu contradictoires. En effet, si, dans un conjugué, le nombre 4 paraît facile à retrouver, dans l'autre, il n'en est pas de même ; et pour y arriver, il faut admettre qu'aussitôt arrivés aux sommets du fuseau, les chromosomes (6) moniliformes se sont ployés de façon à donner des anses à deux branches. Tout ceci n'est pas net.

Les figures LXXXIV et LXXXV se rapportent aussi à la fin de la première

1. Dans la première division chez *Anoplophrya branchiarum* (Stein), B. COLLIN (1909) décrit à la prophase six formations chromatiques, qui sont l'équivalent de chromosomes. A la métaphase, les six chromosomes ne sont guère reconnaissables ; car ils « se désagrègent à un stade extraordinairement précoce et dès après la prophase. Si l'on arrive à distinguer parfois, en plaque équatoriale, six masses chromatiques principales, cela semble dû surtout au nombre même des fibres du fuseau sur lesquelles est répandue cette chromatine imprécise dont les éléments épars s'anastomosent au contact ».

En ce qui concerne le mode de division, COLLIN écrit : « Si l'on peut comparer de plus ou moins loin ce processus peu défini à une division des chromosomes, elle est sûrement transversale. »

On voit par ces quelques lignes combien la ressemblance est grande entre la division du micronucléus chez *A. branchiarum* et chez *C. truncatum*.

division. Dans la première figure, l'un des conjugués est en retard sur l'autre et son microcnucléus commence seulement à dégager ses chromosomes. Dans la seconde, on trouve un pareil retard, mais moins accentué ; d'un côté, on voit quatre longs chromosomes moniliformes nettement répartis en deux groupes de deux. De l'autre côté, il ne peut s'agir selon moi que d'un stade de la télophase, où les deux groupes de chromosomes-frères sont vus en superposition et néanmoins dessinés comme s'ils s'étaient trouvés sur le même plan.

Fig. LXXXVIII. Fin de la première division (× 1200).

Comme on voit, bien que le nombre 4 soit assez souvent indiqué, il n'est pas tout à fait certain que 4 soit le nombre exact des bâtonnets chromosomiques. La taille des conjugués est si petite, les dimensions des micronucléi sont si restreintes, qu'il n'est guère moyen de préciser davantage ce résultat.

Deuxième et troisième divisions. — Je n'ai pu trouver dans mes préparations d'indications assez sûres sur la deuxième division pour en parler. Mais j'ai rencontré de nombreux stades de la troisième, lesquels me permettent au moins d'en esquisser la description. La figure LXXXIX montre comment chaque conjugué renferme 4 micronucléi au début de la troisième division. L'un, plus volumineux, siège dans la région antérieure, au voisinage de la surface d'accolement. Il est formé de deux faisceaux fibrillaires rapprochés, ou parfois croisés comme des palmes ; en général, les deux faisceaux sont accolés contre l'un des côtés de la vacuole nucléaire et ils s'incurvent selon la convexité de celle-ci.

Fig. LXXXIX. Après la deuxième division précopulatoire (× 1200).

La figure XC a été dessinée sur un couple vu par la partie postérieure ; on se rend bien compte de la position réciproque des noyaux qui vont

fournir la troisième division : quoique tous deux très rapprochés de la région frontale soudée des conjugués, ils sont pour ainsi dire situés au maximum de distance l'un de l'autre.

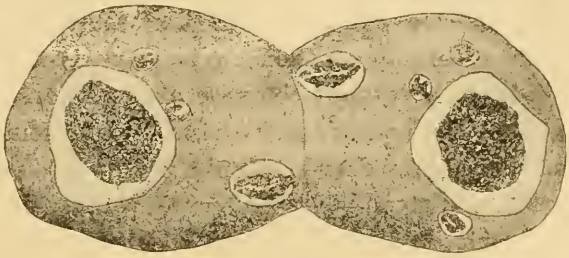


FIG. XC. Préparation à la troisième division ; les conjugués sont vus par la partie postérieure (× 1600).

Les trois autres micronucléi, provenant de la deuxième division, se trouvent dans le voisinage des macronucléi ; ils sont condamnés à disparaître et au fur et à mesure qu'ils dégénèrent, ils s'éloignent encore plus vers la région postérieure[1]. Remarquons qu'avant de dégénérer, ils présentent la forme entaillée si fréquente au cours de ces divisions.

La figure XCI correspond à un stade souvent rencontré. La troisième division vient de s'achever en donnant deux noyaux à l'état fibreux, ayant encore la forme d'ovoïdes ; trois micronucléi dégénèrent dans la région postérieure de chaque conjugué. Comment s'est effectuée la troisième division ? je n'ai pu m'en rendre compte ; je doute d'ailleurs, au cas où de nombreux stades auraient été à ma disposition, si je serais arrivé à définir le mécanisme exact de cette division, car le matériel n'est pas favorable pour ce genre de recherche.

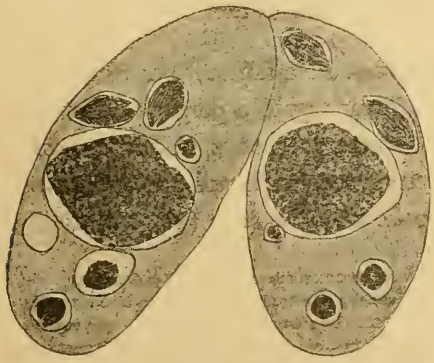


FIG. XCI. Troisième division (× 1600).

Donc, nous avons ici un stade à cinq micronucléi ; dans la figure XCII, on trouve encore cinq micronucléi, mais il n'y est pas commode de distinguer ceux qui proviennent de la troisième division de ceux qui datent de la seconde ; sans doute, les premiers sont-ils les deux noyaux dont la chromatine prend l'aspect de deux masses pointues complètement séparées. La figure XCIII est plus intéressante : les deux noyaux de copulation sont en train de passer d'un infusoire à l'autre. Contrairement à ce que

1. Est-il besoin de dire qu'un tel langage ne correspond en rien à la réalité ? Il est trop évident que les micronucléi ne se déplacent pas d'eux-mêmes, mais qu'ils sont déplacés par l'endoplasme, si mobile chez les infusoires.

l'on voit chez *Paramecium*, ces noyaux ne sont pas en forme de fuseau fibreux ; mais ils paraissent constitués d'un peloton serré, tout à fait comparable à un micronucléus au repos qui aurait un peu gonflé. Sur les quatre micronucléi qui siègent plus bas, trois sont manifestement en train de dégénérer ; le quatrième, plus volumineux et moins colorable que les précédents, siège tout contre le macronucleus : c'est le noyau femelle. Il persiste, alors que les trois autres disparaissent et il attend que le noyau mâle ait pénétré dans le cytoplasme[1].

Copulation. — Lorsqu'on trouve les cinq noyaux au complet dans des conjugués à ce stade, il n'est pas trop difficile de s'assurer de la persistance du noyau femelle. Mais, quand l'un des micronucléi condam-

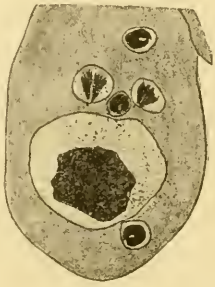


Fig. XCII. Troisième division, cinq micronucléi (× 1200).

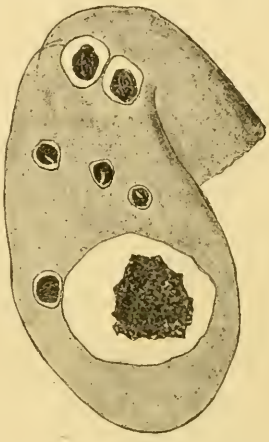


Fig. XCIII. Échange des pronucléi ; le noyau qui siège contre le macronucléus est le pronucléus femelle ou stationnaire (× 1200).

nés à disparaître s'est déjà complètement évanoui, la difficulté devient très grande. Il est même alors impossible d'affirmer qu'il a persisté. C'est ce qui est arrivé à Maupas, au début de ses recherches chez *Colpidium colpoda* ; puis à Hoyer et j'ai, à mon tour, cru un certain temps que ce noyau, dit stationnaire, ne persistait pas. Rappellerai-je la note (**1911** *b*) où je

1. Chez *Anoplophryum branchiarum*, B. Collin (1909) compte six chromosomes au début de la deuxième division (le même nombre qu'au début de la première.) Mais, à l'anaphase, il n'en retrouve plus que trois à chaque pôle et il croit qu'ils se sont répartis sans s'être divisés. Toutefois, B. Collin ne présente ses numérations que comme approximatives. Pour ma part, je n'apporte pas grand intérêt à ces chiffres, car ils correspondent à des formations dépourvues de toute fixité, et, comme le dit Collin lui-même, à des chromosomes simulés.

Je ne serais nullement étonné que l'on rencontrât aussi, quelquefois, 4, 5 et même 6 de ces prétendus chromosomes, à l'anaphase II.

Dans les divisions qui suivent la fécondation, B. Collin retrouve le nombre 6. Pour lui, la réduction chromatique n'a pas lieu lors de la première division (contre Calkins et Cull) ; mais le nombre réduit se montre à la fin de la deuxième mitose.

Si cela est vrai, il faut donc admettre que le processus réductionnel des Infusoires est entièrement différent de celui des Métazoaires ; car, il est absolument certain aujourd'hui que, chez ces derniers, le nombre réduit apparaît dès la prophase de la *première division* de maturation.

soutenais la possibilité d'un pareil fait ? J'écrivais alors : « *La permutation nucléaire dans la conjugaison de Colpidium colpoda.* Dans une note récente sur la conjugaison des infusoires, j'ai montré chez *Paramecium caudatum*, que le noyau échangé ne se fusionne pas avec le noyau stationnaire et que celui-ci disparaît. La conjugaison de cette espèce aboutit donc aux mêmes résultats nucléaires que celles de *Colpidium colpoda*, telle qu'elle a été décrite par HOYER (1899). M. DANGEARD (1911) ayant tout dernièrement contredit ces résultats et affirmé que chez *Colpoda cucullus*, espèce voisine de celle étudiée par HOYER, la conjugaison comporte une véritable fécondation, j'ai été heureux de pouvoir obtenir le

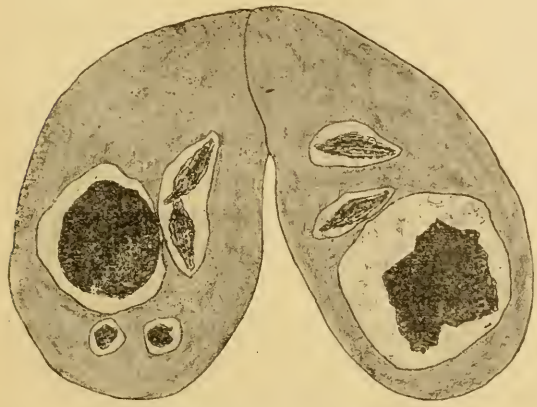


FIG. XCIV. Copulation (× 1600).

FIG. XCV. Copulation (× 1600).

C. colpoda en syzygie. Cet holotriche est aussi l'un des infusoires qui ont été le plus souvent étudiés par les auteurs. Pour MAUPAS, la copulation du noyau migrateur et du noyau stationnaire n'est pas douteuse, mais il n'a jamais rencontré de stade qui la montre. Mes observations confirment les résultats généraux obtenus par HOYER. Cependant, ses dessins ne sont pas toujours conformes à la réalité et cela est dû au fait qu'il n'a pas saisi la nature morphologique du micronucléus. Pourtant dans sa division, le micronucléus se comporte ici essentiellement de la même façon que chez *Paramecium*... Lorsque le micronucléus migrateur est en train d'effectuer son parcours, le noyau stationnaire, refoulé loin en arrière, siège contre le macronucléus, au sein d'une vacuole où il ne tarde pas à dégénérer. Après l'échange, le micronucléus, qui vient de pénétrer avec une structure voisine du repos, s'entr'ouvre profondément et s'allonge sous cette forme dédoublée. Puis il se redresse, et donne un fuseau... qui s'accroît considéra-

blement en longueur et descend complètement dans la région postérieure. Lorsqu'il passe au niveau où siège le noyau stationnaire pendant l'échange il y a longtemps que ce dernier n'existe plus. »

Fig. XCVI. Noyau mixte donnant un fuseau (× 1200).

Je n'ai pas besoin de dire que tout se passe au contraire de la façon que MAUPAS a indiquée. La cause de mon erreur est due à ce que j'avais accordé trop d'attention à ce qui n'est en définitive qu'un minime détail ; j'avais été frappé par l'entaille et par la fente longitudinale que présente si souvent le micronucléus. Partant de ce fait, je m'étais forgé des idées, hélas ! trop personnelles, sur la façon dont commence chaque division de ce noyau. Et, de déduction en déduction, je fus amené à nier toute copulation, résultat déjà annoncé par HOYER et que PRENANT prend beaucoup trop au sérieux dans son traité d'Histologie.

J'ai trouvé depuis les preuves de la copulation ; mais il faut dire, à ma décharge, qu'elle doit se produire avec une extrême rapidité ; car, je ne l'ai rencontrée que deux fois sur les centaines de couples examinés. Les figures XCIV et XCV montrent les deux stades observés. Dans la première figure, chez l'infusoire de gauche, le noyau ♂ n'a pas encore atteint le noyau stationnaire ; chez l'infusoire de droite, les deux noyaux sexuels se sont abordés et sont déjà enfermés dans la même membrane commune. On remarquera que les deux noyaux sexuels, dont la forme était à peu près sphérique au stade précédent (fig. XCIII), se présentent maintenant sous l'aspect de navettes et sont parcourus d'une extrémité à l'autre par des files de granules chromatiques. Encore une fois, il ne m'a pas été possible de savoir si ces filaments granuleux font partie d'un peloton unique, ou s'ils sont indépendants.

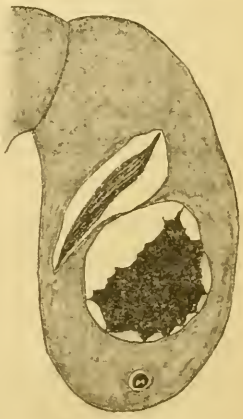


Fig. XCVII. Noyau mixte s'étirant (× 1200).

Dans la figure XCV, les deux noyaux sexuels sont près de s'accoler longitudinalement ; une de leurs extrémités s'allonge en pointe fine, tandis que l'autre s'épaissit ; le rapprochement se fait de manière que l'extrémité pointue de l'un s'accole contre la grosse extrémité de l'autre. Dans le fond de la région posté-

rieure, on trouve encore deux micronucléi dégénérés qui sont en train de disparaître.

Divisions consécutives a la copulation. — La figure xcvi, dont le stade correspondant se rencontre fréquemment, montre le nouveau micronucléus mixte. Aussitôt constitué, il présente la forme d'un fuseau volumineux parcouru dans toute sa longueur par 7 ou 8 traînées filamenteuses plus ou moins nettes, dont quelques-unes sont granuleuses[1]. A ce stade, les deux conjugués sont encore accolés par leur région frontale ; le plus souvent, tous les vestiges des noyaux, provenant de la deuxième division, ont disparu. Ce fuseau renflé ne conserve pas longtemps cette forme, il s'allonge peu à peu en se rétrécissant et en devenant très pointu aux deux extrémités (fig. xcvii). Il continue à s'étirer, en pénétrant d'ailleurs autant dans la région antérieure que dans la postérieure (fig. xcviii). Il renferme toujours un même nombre de traînées granuleuses chromatiques disposées en files parallèles. L'extrémité antérieure est renflée en une sorte de bouton, la postérieure se termine par une pointe courte ; cette dernière en s'allongeant s'applique contre le macronucléus et commence à le contourner. Alors, l'extrémité antérieure abandonne peu à peu la région située en avant du macronucléus ; et, ainsi, tout le micronucléus passe progressivement dans la région postérieure, tout en restant accolé, sous forme d'un long cordon, à la surface du macronucléus.

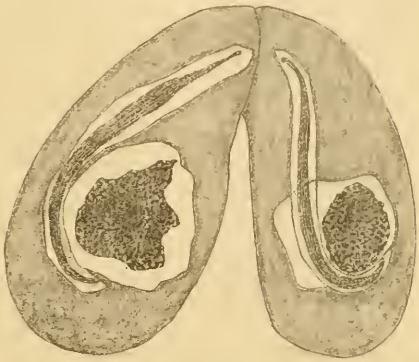


Fig. xcviii. Noyau mixte étiré en train de passer dans la région postérieure des conjugués (× 1200).

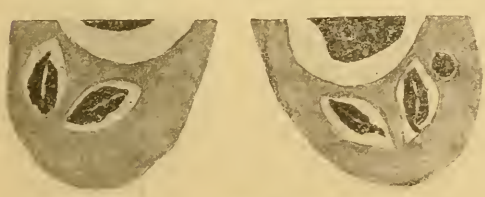


Fig. xcix. Après la première division post-copulatoire (× 1200).

Que se passe-t-il par la suite? Le micronucléus, recourbé autour du macronucléus, qu'il encercle presque complètement, se détache un peu de ce dernier, et son coude se rapproche d'autant du fond

1. On obtient, en somme, une formation filo-granuleuse comparable au fuseau de la troisième division de copulation chez *Paramecium*, et certainement on a ici également une sorte d'amitose fibrillaire ; rien qui rappelle à aucun degré la mitose.

de la région postérieure. Puis, un étranglement se produit à l'endroit même de la région coudée et l'on obtient deux noyaux. Je n'ai point observé cet étranglement ; je reconstitue seulement, par la pensée, ce qui a pu se passer, en tablant sur le résultat de la division exprimé dans la figure XCIX. Elle montre, dans l'infusoire de gauche, le vestige d'un dernier micronucléus provenant de la deuxième division, et, dans chaque infusoire, les deux noyaux nouvellement obtenus. Chacun est constitué par un double faisceau fibreux, pourvu d'une fente médiane qui leur confère un aspect tout à fait particulier. J'ai signalé, plus haut, une pareille forme, pour certains stades des divisions précopulatoires.

FIG. C. Préparation de la deuxième division post-copulatoire (× 1200).

On croirait vraiment que le noyau comprend alors deux parties complètement séparées ; peut-être en est-il réellement ainsi et peut-être cette dualité répond-elle au fait que la partie ♂ ne se confond pas avec la partie fibreuse ♀. Il y aurait juxtaposition simple et non fusion du substratum chromatique ♂ et du substratum ♀. Ce stade de la figure était très commun et c'est l'un de ceux que j'ai pu le mieux observer.

Une seconde division doit suivre immédiatement la première ; je n'en ai pu observer le début, mais la figure C la montre en pleine exécution. Les deux noyaux, fournis par la division précédente, s'allongent considérablement et poussent un long boyau grêle en avant du macronucléus. Un étranglement a lieu qui donne naissance à quatre noyaux ; deux sont situés en avant, deux en arrière du macronucléus.

La figure CI présente un cas particulier ; il correspond certainement à la deuxième division post-copulatoire, mais les quatre noyaux obtenus se trouvent tous situés en avant ; il faut remarquer d'ailleurs que ce dernier est situé très en arrière dans l'infusoire ; c'est peut-être à cause de sa position reculée que la seconde division présente un aspect un peu différent de ce qu'il est habituellement. En outre, l'un des quatre noyaux est beaucoup plus gros que les trois autres ; il est l'un des futurs macronucléi ; son avance sur l'autre noyau destiné aussi à devenir un macronucléus est curieuse, mais elle ne présente rien de véritablement anormal ; c'est, en effet, un fait

FIG. CI. Après la deuxième division post-copulatoire (× 1200).

connu, dans la conjugaison des infusoires, que le synchronisme entre les stades est loin d'être absolu ; non seulement d'un conjugué à l'autre, mais au sein même de chaque conjugué.

Avec la figure CII, nous tombons dans le cas normal : les deux nouveaux noyaux situés en avant du macronucléus gonflent aussitôt que la deuxième division est achevée, et ils se transforment en jeunes macronucléi, tandis que les deux noyaux, situés en arrière, restent des micronucléi. Dans cette figure, on peut voir combien la différenciation des noyaux antérieurs en jeunes macronucléis est rapide, puisque les deux noyaux du bas présentent encore la forme étirée caractéristique de l'achèvement de la division. Notons que les deux micronucléi semblaient, dans l'exemplaire dessiné, être rattachés par deux minces tractus chromatiques ; j'en ignore la signification.

FIG. CII. Après la deuxième ; différenciation précoce des futurs macronucléi (× 1600).

Par la suite, les deux futurs macronucléi continuent à croître, sans quitter la région antérieure ; dans la région opposée, les deux autres noyaux s'arrondissent et prennent l'aspect caractéristique des micronucléi au repos (fig. CIII). La figure CIV montre que, parfois, même à un stade aussi avancé, on peut encore rencontrer le vestige d'un des micronucléi condamnés à disparaître ; le même fait est visible dans la figure suivante. Dans l'une et l'autre, les futurs macronucléi sont devenus volumineux ; au contraire, le vieux macronucléus se contracte et se colore comme s'il était atteint de pycnose. Dans la figure CIV, les deux micronucléi sont encore logés dans la région postérieure ; mais, dans la figure CV, ils ont émigré dans la région antérieure, en avant même des jeunes macronucléi.

FIG. CIII. Comme dans la figure précédente (× 1200).

Très peu de temps après ce stade, finit la syzygie ; les deux individus décollés reprennent leur vie libre. Puis (fig. CVI) l'ancien macronucléus quitte la région postérieure ou centrale ; les deux jeunes macronucléi prennent sa place ; et, les micronucléi se rapprochent d'eux, comme si chaque micronucléus s'accolait à un jeune macronucléus et ils sont de plus très voisins, l'un de

l'autre. Le vieux macronucléus, refoulé en avant, ne tarde pas à disparaître, laissant une grande vacuole sur son emplacement.

Finalement, l'un des micronucléi disparaît, il n'en reste donc qu'un (fig. CVII), situé dans l'encoche qui sépare les deux macronucléi. Alors, une division du micronucléus et du cytoplasme a lieu, qui répartit chaque macronucléus préformé dans chaque infusoire nouvellement détaché.

FIG. CIV. Deux jeunes macronucléi, deux nouveaux micronucléi, un ancien micronucléus provenant de la deuxième division précopulatoire (× 1200).

Désormais, l'infusoire est normal, il possède un seul macro et un seul micronucléus. Cet infusoire ne tarde pas d'ailleurs à se diviser ; mais, alors, macro et micro prennent tous deux part à la division. Dans la figure CVIII, par exemple, le micronucléus est déjà divisé ; le macronucléus, toujours en retard sur lui, ainsi que c'est la règle, est seulement en train de s'étirer en forme de biscuit.

La division du macronucléus se fait par une sorte d'amitose fibrillaire ; le noyau allongé renferme un nombre peu élevé de bandes granuleuses, assez bien dégagées les unes des autres ; à la taille près, on ne voit pas bien la différence qui existerait entre cette division d'un macronucléus et la première division post-copulatoire des figures XCVII et XCVIII, par exemple.

COMPARAISON AVEC *Boveria subcylindrica var. concharum.* — Je ne

FIG. CV. Comme précédemment (× 1200).

FIG. CVI. L'ancien macronucléus a disparu ; (× 1200), les deux conjugués se sont séparés.

FIG. CVII. L'un des deux nouveaux micronucléus a disparu (× 1200).

FIG. CVIII. Division du macronucléus (× 1200).

ferai pas une revue des travaux sur la conjugaison d'infusoires voisins de *Colpidium truncatum* ou d'infusoires dont les divisions ressemblent aux siennes. Je dirai seulement quelques mots de l'étude consacrée par N. M. STEVENS à la conjugaison de cette variété de *Bovaria*.

Dès que les individus sont accolés, le micronucléus gonfle, s'échancre et il donne deux masses chromatiques indépendantes. Puis, ces deux masses se partagent en long, ce qui fait quatre masses, groupées deux à deux, que l'auteur considère comme de véritables chromosomes. Chaque chromosome se divise *transversalement* ; 4 bâtonnets montent à un pôle, 4 vont au pôle opposé. En cela, consiste la première division précopulatoire.

Dans la division ordinaire, lors d'une fissiparité, tout se passe absolument de la même façon ; on a également une division *transversale*, 4 bâtonnets vont à l'un et à l'autre pôle. Ensuite, les 4 bâtonnets de chaque pôle se fusionnent deux à deux ; cela donne deux grosses masses chromatiques qui, en se rapprochant, reconstituent le noyau au repos.

Ce qui frappe surtout l'auteur, c'est que les chromosomes existent par paires ; c'est aussi qu'à la prophase, les éléments qui forment des paires se séparent plus tardivement que les paires elles-mêmes ; et encore que les membres des paires se fusionnent à la télophase plus tôt que les paires. Ces caractères sont communs à une division de fissiparité et à la première division précopulatoire. Il n'a pas encore observé les autres divisions du noyau.

Je crois que ce que N. M. Stevens a observé sur cette espèce est très ressemblant, pour ne pas dire identique, à ce que je viens d'exposer pour *C. truncatum*. Seulement, cet auteur me paraît avoir toujours beaucoup schématisé ses observations, alors que je me suis constamment efforcé de représenter les faits le plus fidèlement possible. Les faits sont ici assez simples, je l'admets, mais simples d'une complexe simplicité. J'ai montré plus haut comme lui que le micronucléus se partage d'abord en deux dans le sens de la longueur ; puis qu'on trouve ensuite deux paires de filaments chromatiques ou de bâtonnets. Pourtant, il y a une différence entre ma façon de représenter ces phénomènes et la sienne[1].

Ce qu'il dit à la fin de son travail est intéressant : s'il existe chez *Bovaria* une réduction comparable à celle des formes supérieures, elle doit être cherchée dans la seconde division (non encore étudiée) ; la pre-

1. Chez *Bütschliella opheliae*, Awerinzew (1907) décrit une division micronucléaire se produisant aussi avec différenciation de chromosomes. Tout semble se passer ici comme chez *Boveria subcylindracea* étudiée par N. M. Stevens (1910) : on a d'abord deux masses chromatiques allongées ; puis, ces deux gros chromosomes se subdivisent ; de telle sorte que la division se fait sur quatre bâtonnets ordonnés selon deux paires.

mière ne le montre pas. Cette conclusion est tirée du fait que la première division précopulatoire, même analysée du point de vue des chromosomes, est tout à fait identique à une division de fissiparité ; de la sorte, on ne peut l'homologuer avec la première mitose de maturation, ou mitose hétérotypique, des métazoaires.

Or, ce résultat va à l'encontre de ce qu'affirment Calkins et Cull qui, à tort, ainsi que je l'ai montré plus haut, font de la première division chez *Paramecium caudatum* une véritable mitose hétérotypique.

Chapitre VII

LA MÉIOSE CHEZ LES INFUSOIRES CILIÉS

Que les divisions micronucléaires qui précèdent la copulation conduisent à une réduction du noyau, la chose est indiscutable. Elles se succèdent sans intervalle de repos appréciable et la substance chromatique n'a certainement pas le temps de s'accroître beaucoup pendant les intervalles qui séparent ces divisions.

D'ailleurs, on peut se rendre compte assez aisément que les fuseaux de copulation sont moins riches en cette substance et que leur peloton chromatique en est plus dégarni que celui du micronucléus au cours de la prophase I, par exemple.

Mais, si cette réduction n'est pas douteuse, elle ne s'exprime pas, comme chez les Végétaux et les animaux supérieurs, par ce que l'on appelle une réduction numérique. En effet, tandis que chez ceux-ci, il existe une unité chromatique, le chromosome, cette unité fait défaut dans les divisions des paramécies. Ici, la substance chromatique est un peloton filamenteux plus ou moins embrouillé, probablement unique ou coupé seulement un petit nombre de fois, qui se partage, lors de la division, par une coupure transversale. Il ne peut donc être parlé ici que d'un seul mode de réduction, la réduction de masse.

Sans doute, le nombre de boucles ou de branches filamenteuses qui diminue de division en division, pendant la première partie de la conjugaison, pourrait fournir les mêmes mesures que dans la réduction numérique proprement dite ; mais ce nombre est impossible à établir et d'ailleurs la formation des boucles est sans doute trop soumise à variations,

d'un noyau à l'autre, pour que celles-ci puissent être considérées un instant comme des unités morphologiques.

Ainsi donc, la réduction chez les Ciliés ne se réalise en aucune manière, selon le processus décrit chez les métazoaires, par l'intermédiaire d'un stade à filaments pachytènes (ancien spirème à $\frac{n}{2}$ des auteurs) conduisant à la formation de gémini, grâce à l'accolement latéral des chromosomes leptotènes deux à deux. Le mécanisme de la première division précopulatoire se présente comme très différent de celui de la première mitose de maturation ou hétérotypique des Métazoaires. Chez *Paramecium caudatum*, et plus visiblement encore, chez *Colpidium truncatum*, la première division est transversale. Le même résultat a d'ailleurs été trouvé par beaucoup d'autres auteurs, et la première division partout ne diffère en somme aucunement d'une division ordinaire lorsque l'infusoire fissipare.

La seconde division (plus rarement étudiée) comporte encore, au moins chez *Paramecium*, une division transversale des parties d'un peloton chromatique, et, à part quelques stades particuliers à la première qu'on ne trouve pas dans la seconde, elle est tout à fait identique à celle-là. Quant à la troisième, je la considère aussi comme réductrice, car elle est transversale comme les premières et elle a lieu immédiatement après la seconde ; en partageant le micronucléus qui persiste en deux moitiés semblables, il est certain qu'elle diminue à son tour fortement la quantité de substance chromatique.

Chez *Anoplophrya branchiarum*, ainsi que je l'ai déjà rapporté plus haut, B. Collin (**1909**) compte six chromosomes (ou simili chromosomes) à la métaphase de la première division ; celle-ci est transversale, en sorte que la deuxième division se fait encore sur 6. Or, le nombre ordinaire des chromosomes (?) chez cet infusoire est 6 ; c'est donc que la première division n'est pas réductionnelle, au moins au point de vue numérique. La seconde l'est-elle plus ? Collin croit que, à l'anaphase de celle-ci, on ne trouve plus que 3 chromosomes, mais il n'en est pas non plus très certain, et on comprend qu'il ne le soit pas, puisque la métaphase II comporte 6 chromosomes. Pour que la seconde division soit réductrice, il faut absolument admettre que des chromosomes *entiers* passent à un pôle ou à l'autre. C'est ce que fait Collin ; une telle condition caractérise le *primärtypus* de Goldschmidt. Mais ce primärtypus a été vivement combattu par les cytologistes les plus compétents en la matière, qui ont

repris la question sur les préparations mêmes de GOLDSCHMIDT (les SCHREINER et GRÉGOIRE, par exemple), et il a été considéré par eux comme inexistant. Il n'y a donc pas de raison pour le rencontrer chez les infusoires ; aussi, contrairement à B. COLLIN, je pense que la deuxième mitose est encore une division transversale, et l'on peut s'attendre à ce qu'un jour on trouve aussi 6 bâtonnets à chaque pôle de l'anaphase II, chez cette espèce. Et si l'on trouvait moins que 6, il ne serait pas nécessaire de mettre en jeu le mécanisme de la division ; cela tiendrait sans doute au fait que le matériel chromatique, ayant été diminué au cours de la division, n'est plus assez abondant pour se condenser sous forme de 6 bâtonnets ; on ne peut faire intervenir ici la notion de permanence morphologique des chromosomes.

En somme, tout ceci porte à dire qu'on sait peu de chose sur la réduction chez les Ciliés, rien de bien précis, de définitif. La raison en est bien simple ; c'est, comme je l'ai dit, qu'on ne dispose pas d'unité morphologique pour compter. Et, en tous cas, tout se passe ici comme si l'existence de chromosomes, la fixité de leur nombre, leur permanence étaient des questions dénuées d'importance ; comme si la réduction qualitative n'avait aucune raison d'être et comme si les mécanismes employés au cours des divisions de maturation, tant interrogés chez les Végétaux et les animaux supérieurs, étaient indifférents. Un seul point de contact entre divisions maturatives des Métazoaires et divisions précopulatoires des infusoires semble à retenir, c'est la rapidité avec laquelle elles s'exécutent, précipitation qui amène nécessairement la réduction de masse, seule constatable.

Quant aux trois micronucléi qui dégénèrent à la suite de la troisième division, ils sont généralement considérés comme équivalents des globules polaires ; cela est d'ailleurs assez plausible étant donné qu'ils prennent naissance avant la copulation. Cependant, des difficultés pour la comparaison ne tardent pas à s'élever, si l'on rappelle que, chez les Vorticellides, le nombre des micronucléi qui dégénèrent est de 7. D'autre part, chez *Paramecium*, par exemple, les trois noyaux ne sont pas expulsés hors de l'infusoire comme le seraient des globules polaires (?)

Enfin, il est important de faire remarquer que la disparition de micronucléi n'est pas un phénomène caractéristique de la préparation à la copulation. En effet, après la copulation, chez les paramécies, on a répétition de ce qui a eu lieu avant ; sur 4 micronucléi, trois dégénèrent encore

et disparaissent. En outre, chez les Vorticellides, on trouve quatre divisions précopulatoires pour le micronucléus du microgamète et trois seulement pour celui du macrogamète; le premier donnerait ainsi 7 globules polaires et le deuxième 3 (comme chez *Paramecium*); cela devrait nous étonner encore.

Voilà de bien grandes différences qui sont pourtant considérées comme négligeables par les auteurs, parce qu'on tient avant tout à identifier jusqu'au bout la fécondation chez les infusoires et la fécondation chez les métazoaires. En attendant, il ne semble pas que l'on ait porté la question sur son vrai terrain scientifique.

Chez *P. caudatum*, le fait qu'un même nombre de micronucléi dégénèrent avant et après la copulation est singulier, et mérite peut-être autrement attention. Est-ce qu'une réduction nucléaire, de masse, comparable à celle qui précède la copulation, n'a pas lieu après celle-ci ? Autant que j'ai pu me rendre compte, il semble bien qu'une telle réduction de masse résulte des trois divisions post-copulatoires. L'élément chromatique des 8 micronucléi, obtenus à la suite de celles-ci, est peu nombreux, et ceux-ci ressemblent à des noyaux de métazoaires à 8 ou 10 chromosomes ; on le voit bien aussi quand les 4 micronucléi qui vont devenir de jeunes macronucléi, commencent à se différencier dans ce sens (fig. LXIV et LXV). La quantité de substance chromatique y est certainement ramenée à sa limite minima; en sorte que les futurs macronucléi et le micronucléus restant renferment, au début, la quantité réduite et non normale de substance chromatique.

Doit-on alors considérer aussi les trois micronucléi qui disparaissent comme des sortes de globules polaires ?

Ce problème a déjà sollicité plus d'un chercheur. Ainsi, JULIN, qui a voulu le porter sur le terrain physiologique. Pour lui, les divisions successives du micronucléus, avant et après la copulation, sont simplement le commencement de r productions scissipares qui n'aboutissent pas, parce que le macronucléus n'est plus là ou bien n'est plus en état de diriger les phénomènes cytoplasmiques. Cette suggestion est peut-être heureuse ; on en pourrait faire d'autres, toutes aussi impossibles à contrôler que celle-là.

La vérité, c'est que la cause des divisions pro et post-copulatoires échappe complètement.

Chapitre VIII

L'APPAREIL NUCLÉAIRE DES EUGLÈNES (pl. III).

I. Le noyau au repos et sa division, d'après Dangeard

Pour Dangeard, la division du micronucléus des Infusoires ciliés serait du même type que celle du noyau des Eugléniens. Cette opinion est exprimée catégoriquement dans le grand travail, *Recherches sur les Eugléniens* (1901); mais Dangeard l'exprime encore dans sa note de 1911, sur la conjugaison des infusoires. La division du micronucléus est pour lui une *haplomitose.*

Dangeard a donné ce nom, en 1901, au genre de division si particulier du noyau des Euglènes, pour le différencier de l'amitose ou division directe proprement dite, et de la téléomitose ou mitose vraie. A cette époque, non seulement il pensait que les mitoses du macronucléus et du micronucléus des infusoires devaient être rangées dans l'haplomitose, mais il croyait aussi que les Acinétiens et les Péridiniens possèdent le même genre de division que les Euglènes. « Nous ne pouvons nous empêcher, écrit-il, d'être frappé par le fait que tous les groupes qui possèdent l'haplomitose (eugléniens, infusoires ciliés et acinétiens, péridiniens) n'ont eu qu'une évolution limitée ; ils se terminent en cul-de-sac, n'ayant pas pris part à la différenciation des métaphytes et des métazoaires. Il nous semble même que la division nucléaire des Diatomées aurait besoin d'être étudiée à nouveau ; elle ressemble sous plus d'un rapport à l'haplomitose et il n'est peut-être pas absolument certain qu'elle comporte un dédoublement des chromosomes. »

Mais, en quoi consiste l'haplomitose de Dangeard ?

D'après cet auteur le noyau euglénien, au repos, renferme un cordon ou spirème enroulé autour d'un nucléole. Ce spirème est replié un grand nombre de fois sur lui-même ; il n'est pas composé d'éléments chromatiques distincts ou chromomères, sa substance chromatique est au contraire homogène. Mais la coupe optique des replis réguliers du cordon nucléaire, ou *chromospires*, donne l'illusion de grains chromatiques multiples, tout autour du nucléole ; c'est en raison de ce fait que Dangeard nomme cette structure de repos : *structure pseudogranuleuse.*

Lors de la division, les replis du spirème ou chromospires se redressent

et s'allongent en formant une botte plus ou moins serrée ; puis ils se coupent *transversalement* suivant le plan équatorial, séparant ainsi les deux moitiés du spirème. Autrement dit, *les noyaux frères reçoivent des parties différentes du spirème*, tandis que, dans la téléomitose, le spirème se dédouble suivant le sens de la longueur et chaque noyau frère en reçoit une moitié égale à la seconde.

L'idée de reprendre l'étude de la division du noyau des Euglènes m'a été précisément suggérée par les rapprochements de Dangeard. Ayant étudié la division du micronucléus de *Paramecium caudatum*, il m'a paru fort intéressant d'aborder ensuite l'observation détaillée du noyau euglénien et de sa division. Mon intention était surtout de me familiariser avec un matériel qui m'était resté jusqu'alors presque inconnu et de pouvoir par là même discuter avec plus de sûreté la valeur du mode de division rencontré chez les infusoires ciliés. On ne trouvera donc pas, dans ce chapitre, l'exposé complet de la division du noyau des eugléniens. Le travail de Dangeard le donne, et de façon si satisfaisante qu'on peut considérer sa description comme définitive. Qu'il me soit permis de rendre hommage à la sagacité du savant botaniste. J'ai pu me convaincre à loisir, ainsi qu'on le verra bientôt, de l'exactitude[1] de son interprétation du noyau ; mais, je puis aussi témoigner de la difficulté qu'il y avait à la découvrir. Pour moi, je ne me suis attaché qu'à bien préciser la structure de quelques stades, au repos et pendant la division, plus particulièrement importants au point de vue où je me suis placé.

En ce qui concerne les Acinétiens, le rapprochement fait par Dangeard de la division de leur macronucléus et de celle du noyau des Eugléniens a été discuté récemment. B. Collin (1912) montre que, contrairement à ce que pensait Dangeard, la structure du noyau au repos de *Podophrya* est véritablement *granuleuse*, au sens propre, et nullement *pseudogranuleuse*, les microsomes étant indépendants dans un suc nucléaire amorphe.

Les microsomes ne correspondent donc pas à la section optique de chromospires.

Au moment de la division, on n'a pas de spirème, mais seulement des microsomes étirés, orientés en files parallèles aux courants de brassage du contenu nucléaire, qui se soudent bout à bout, dans une même file, donnant ainsi naissance à des fibres continues où leur individualité

1. Une légère restriction doit être faite cependant en ce qui concerne la structure au repos des chromospires.

semble en entier s'évanouir. C'est à ce moment que le noyau bourgeonne, une partie fait hernie à la façon d'un pseudopode, dans la direction du corps du futur embryon. La séparation se fait par simple étranglement de la région qui joint le parent à l'embryon. B. Collin ne voit donc dans la division macronucléaire des Acinétiens ni une karyocinèse vraie raccourcie, ni un mode d'haplomitose, mais une *amitose fibrillaire.*

Par contre, Alexeieff (1911) reconnaît l'haplomitose chez les Protistes dans beaucoup de cas où elle est tout à fait dissimulée, et montre par là même l'utilité de l'expression employée tout d'abord pour les seuls euglènes.

II. La structure au repos et pendant la division dans les noyaux du type A

Ainsi que Dangeard l'a montré, toutes les espèces du genre *Euglène* présentent sensiblement le même mode de division du noyau. Cependant, lui-même fait une légère distinction entre celles où le noyau montre les chromospires et celles où le nucléoplasme se montre « homogène même pendant la division ». Je crois nécessaire de distinguer plus nettement deux types A et B, sans doute peu éloignés l'un de l'autre et haplomitotiques tous deux, mais suffisamment caractérisés pour mériter chacun une description spéciale. Le noyau du type A est vésiculaire, le noyau du type B est un noyau massif.

a. Structure au repos

Si l'on observe un noyau dans les coupes (fixation au Flemming, coloration à l'hématoxyline ferrique), on trouve : un nucléole central qui prend vivement le colorant, et, autour de lui, un grand nombre de grains moins colorés (fig. 19 et 21, pl. III). Parfois, lorsque la décoloration a été un peu poussée, les grains sont colorés en gris alors que le nucléole est encore parfaitement noir (fig. 19). Dans une coupe optique donnée, il est difficile de distinguer une orientation quelconque des grains : cependant, il arrive que plusieurs grains constituent des séries linéaires dont la régularité ne manque pas de frapper l'œil. Il est manifeste que, dans ce dernier cas, on a l'indication d'un fragment de filament ; mais, ce filament se présente comme une succession de granules, non comme un cordon homogène.

L'impression dominante est donc qu'on a affaire à un semis de grains

dans l'étendue de la coupe optique du noyau. Si l'on n'en jugeait que par cet aspect, on ne dirait jamais que la structure est pseudo-granuleuse, mais bel et bien granuleuse et l'on nierait à coup sûr la possibilité de l'existence d'un spirème. Mais, si l'on fait varier la vis micrométrique, on découvre d'autres séries linéaires de granules, plus ou moins longues, qui circulent à tous les niveaux du noyau. Et cela montre qu'il y a continuité, au moins à un certain degré, entre les granules ; mais, cette continuité est peu indiquée, et, je le répète, on pourrait fort bien la nier.

Dans d'autres noyaux, le nombre des grains chromatiques contenus dans une coupe optique est moins élevé ; on les trouve mêlés à des parties en forme de bâtonnet et aussi à quelques indications de boucles. Mais tous ces éléments, grains, bâtonnets, boucles sont dispersés, noyés, dans le suc nucléaire, transparent.

En somme, il serait assez difficile sur de telles préparations de trouver des arguments en faveur de l'interprétation de Dangeard. Je crois que l'emploi du Flemming est mauvais pour ce genre d'étude, parce qu'il contracte considérablement les formations figurées intranucléaires ; la précision de l'aspect s'acquiert par suite d'une contraction considérable de la substance chromatique, et cette contraction s'accompagne certainement d'une dissociation artificielle de l'élément chromatique.

Voyons maintenant les images que donnent les préparations d'Euglènes montés en entier au baume, après fixation au sublimé ou à l'alcool à 90° et coloration à l'hémalun.

Souvent encore, des noyaux paraissent, *au premier examen,* n'être constitués que de grains flottant dans le suc nucléaire. Mais, on a ici une ressource que n'offrent pas les coupes minces (et l'on est obligé de les faire très minces chez les Englènes, si l'on veut tirer des coupes un avantage sur les préparations in toto) : on peut sonder la totalité du noyau en déplaçant l'objectif. Dans chaque coupe optique, on ne trouve en général que des granules ou des bâtonnets ; mais, en déplaçant l'objectif, on reconnaît que chacun d'eux se continue dans la cavité nucléaire ; de telle sorte qu'il n'a pas d'existence propre, mais correspond à la section transversale, ou à une courbe, ou à une portion plus ou moins rectiligne d'un cordon continu.

Toutefois, il ne faut pas généraliser complètement ; c'est malheureusement ce qu'a fait Dangeard qui a rendu, de ce fait, son interprétation difficile à admettre pour certains observateurs. En effet, tous les grains que l'on voit ne correspondent pas qu'à des sections transverses optiques

du filament ; quelques-uns représentent le sommet de boucles ; d'autres, parfois en nombre assez grand, correspondent à des grains vrais, parce qu'en certains endroits l'élément filamenteux au repos montre une structure moniliforme bien accusée ; pleins et déliés se succèdent régulièrement et il arrive que les déliés deviennent invisibles ; là, le filament est représenté par une série linéaire de granules.

Ainsi, tandis que beaucoup de granules contenus dans une coupe optique sont bien les sections optiques d'un filament, il en est d'autres qui possèdent une existence réelle. Sur ce point de détail, je crois donc devoir rectifier la description de Dangeard.

Venons maintenant à la question du spirème. L'examen patient d'un noyau bien clair ne peut conduire à une autre interprétation qu'à celle de Dangeard. En faisant varier lentement le point, on arrive à suivre quelques boucles, et d'ailleurs, il est rare que chaque coupe optique n'en renferme pas au moins une qui se présente de côté, plus ou moins bien étalée dans le champ. Si peu prononcée que soit même parfois leur existence, elle n'est jamais niable, au repos.

Les figures 16 et 17 représentent deux vues d'un même noyau qui, superposées, reproduiraient tout son appareil chromatique. L'une montre ce que l'on pouvait voir en faisant varier le point sans toutefois perdre de vue le nucléole ; il fut possible de reconnaître un certain nombre de boucles, mais plusieurs se montraient par leur sommet, sous forme d'un granule ou d'un bâtonnet plus ou moins courbe ; en outre, quelques grains apparaissaient qui correspondent sûrement à des sections optiques de l'élément filamenteux, alors perpendiculaire au plan de la coupe. L'autre figure renferme ce que l'on pouvait dessiner du noyau quand le nucléole n'était plus visible. Il n'aurait pas été possible d'obtenir ces figures si l'élément chromatique ne constituait pas un spirème et nous devons admettre que l'interprétation n'est pas forcée, au moins en ce qui concerne ce noyau. Quant à affirmer l'unicité du spirème, cela est impossible ; toutefois, on ne trouve pas non plus d'arguments valables pour prouver qu'il est fragmenté.

La figure 18 représente une sorte de noyau qui n'a été vue qu'une fois et qui se trouvait dans des conditions exceptionnelles d'observation. La préparation avait été très légèrement écrasée ; et si, pour beaucoup de noyaux, cela avait amené un commencement de destruction, pour celui-ci l'accident avait été favorable ; car, sans être détérioré, il laissait mieux voir la structure réelle qu'à l'état normal, en dehors de toute compression. Les

figures G et H (page 334) de DANGEARD se rapportent à des noyaux, ayant aussi subi une action mécanique, qui présentaient un spirème d'une façon encore plus démonstrative que celui de ma figure 18. Celle-ci ne fait, en somme, que montrer les boucles plus nettement que dans les figures 16 et 17, mais ne suffirait pas à prouver l'existence d'un cordon spirale ; les figures de DANGEARD montrent au contraire qu'on peut arriver à dérouler une partie du cordon.

En résumé, s'il est vrai que la structure du noyau au repos est une structure pseudo-granuleuse, on trouve aussi des grains véritables dus à l'état moniliforme du cordon. Le cordon, ordinairement lisse et de calibre égal, peut devenir moniliforme. La preuve en peut être trouvée dans les noyaux des individus préparés *in toto* ; mais elle s'impose dans les noyaux coupés ; il est impossible que tous les grains qu'on y voit correspondent à des chromospires. Mais la réalité d'un spirème ne peut être niée, car on trouve des boucles et on peut suivre le passage d'une boucle à des boucles voisines.

Voici donc une espèce de noyau qui, au repos, ne montre aucune formation réticulée, aucun substratum achromatique et ne présente même pas d'anastomoses entre les diverses parties figurées.

Il se ramène exactement à ceci : un cordon chromatique très sinueux, bouclé, entortillé dans un suc nucléaire qui le tient en suspension autour d'une enclave centrale ayant aussi de l'affinité pour les colorants (un peu moins en ce qui concerne l'hémalun).

b. Pendant la division

Avant DANGEARD, deux auteurs allemands, BLOCHMANN et KEUTEN ont essayé d'élucider la division nucléaire dans le genre *Euglena*. En particulier, les recherches de KEUTEN (1895) apportent une contribution importante à cette question[1]. Pour lui, le nucléole qu'on trouve au milieu du noyau est un nucléolo-centrosome ; il est entouré par des bâtonnets chromatiques inclus dans le nucléoplasme. KEUTEN considère ces bâtonnets comme des chromosomes véritables.

Au moment de la division, le nucléolo-centrosome s'allonge et atteint par ses extrémités la surface nucléaire ; à ce moment les granules et les

1. Bien que le travail de DANGEARD date de 1900 et renferme des données infiniment plus exactes que celle de KEUTEN, ce sont toujours les figures et l'interprétation erronée de ce dernier auteur qui sont utilisées dans les traités et dans les revues (WILSON, PRENANT, CLIFFORD DOBELL, etc.)

bâtonnets (c'est-à-dire les chromosomes) qui au début rayonnaient autour du nucléolo-centrosome, s'allongent et deviennent parallèles à l'axe du noyau. *Alors, les chromosomes se divisent longitudinalement*; le nucléolo-centrosome s'allonge encore « se renflant aux deux extrémités de l'axe et s'amincissant de plus en plus dans le milieu ; les chromosomes, avec le nucléoplasme qui les renferme, se séparent en deux moitiés qui se groupent autour des deux renflements nucléolaires reconstituant les deux nouveaux noyaux. » DANGEARD (1901).

Ce qu'il importe de noter dans cette interprétation, c'est : 1° que les granules, les bâtonnets du repos sont des chromosomes ; 2° qu'ils subissent la division longitudinale. Avant KEUTEN, BLOCHMANN (1894) avait aussi la même idée des granules et des bâtonnets ; mais il n'osait affirmer que les chromosomes subissent une division longitudinale. Il assimilait le nucléole au fuseau central de Hermann dans la mitose.

DANGEARD distingue la prophase et l'anaphase, chacune comprenant deux périodes principales.

Dans la première période de la prophase, le nucléole s'allonge en un bâtonnet qui atteint la surface nucléaire, les chromospires du spirème, placés d'abord plus ou moins obliquement, tendent à prendre une position parallèle. Dans la seconde, le peloton nucléaire s'aplatit dans le sens de l'axe, les chromospires deviennent plus ou moins parallèles à cet axe.

Les différentes figures que je vais examiner montrent quelques étapes de cette évolution.

Dans la figure 24 qui correspond sans doute à la figure K de DANGEARD, j'ai représenté un noyau où des boucles étaient bien visibles, à droite et à gauche de l'axe nucléolaire. Celui-ci atteint la surface du noyau, les boucles sont en général disposées perpendiculairement à l'axe et sont surtout bien dégagées dans le milieu, où elles sont plus hautes ; mais elles y sont serrées et leurs branches entrelacées. Pourtant quelques-unes sont en train de s'orienter parallèlement à l'axe. Un certain nombre de grains et de bâtonnets représentés correspondent certainement à des sections plus ou moins obliques de branches.

Dans la figure 22, on avait affaire à une grande espèce, dont le noyau renferme un élément chromatique épais ; un certain nombre de boucles sont visibles, leurs branches commencent à s'orienter parallèlement à l'axe. Deux remarques sont à faire : 1° il paraît difficile d'admettre qu'il existe ici un spirème continu, je puis assurer au contraire que j'ai vu des extrémités libres et les fragments sont de taille variable, les plus longs sont

en forme d'anses, leurs coudes étant encore situés dans le milieu du noyau ; quelques autres rapprochés de l'axe sont de petite taille, quoique d'un égal calibre; 2° tous ces éléments sont clivés longitudinalement, tout comme de véritables chromosomes au début de la prophase des métazoaires.

Le clivage est très surprenant chez un tel noyau, mais indubitable[1]; je l'ai d'ailleurs rencontré, une autre fois, dans les coupes (fig. 32), et je crois même que dans les deux cas on a affaire à la même espèce. Elle paraît appartenir au groupe de l'*Euglena sanguinea* et c'est peut-être *E. splendens*. Mais, pour le noyau de la figure 32, il semblait bien que les fragments chromatiques appartenaient à un spirème continu simplement découpé par le rasoir. Un tel clivage dans le peloton des Euglènes a déjà été signalé ; je me souviens avoir jadis jeté les yeux sur les dessins d'un travail en allemand qui se rapportait à ce fait ; malheureusement, je ne puis en donner aujourd'hui la référence[2].

Comme stades intéressants de la deuxième période de la prophase, j'ai retenu ceux des figures 23, 26 et 27 (pl. III) qui se rapportent à trois espèces différentes. En 23, la membrane nucléaire était, par exception, visible sous la forme d'un mince liséré faiblement coloré par l'hémalun. L'axe nucléolaire est en forme d'haltère ; on distingue à droite et à gauche un filament chromatique régulièrement disposé, dont, en faisant varier le point, on pouvait suivre le parcours ; aux extrémités et de chaque côté de l'axe, on reconnaît les coudes de ce filament, ce sont des boucles, parfois à angle aigu, parfois arrondies ; les plus longues branches sont ici les plus rapprochées de l'axe nucléolaire. La continuité du spirème est évidente. Je n'ai pas représenté tout l'ensemble, mais seulement les tours du peloton qui se trouvent dans le même plan que le nucléole allongé ; j'ai négligé ceux qui se trouvent en dessous de ce dernier, parce qu'il eût été impossible de représenter clairement tout ce que je voyais avec netteté.

La figure 26 montre un stade identique ; mais ici le nombre des branches était plus élevé et les coudes des extrémités plus pointus ; d'autre

1. P. Della Valle (1911) trouve dans une forme amitotique de la division des globules rouges de la larve de Salamandre une division longitudinale également inefficace. Ce qui lui fait dire « che la scissione longitudinale di cromosomi non è un phenomeno nè necessario nè sufficiente per la separazione di essi ».

2. Borgert (1910) a étudié à plusieurs reprises le genre de division des Radiolaires (chez les Aulacanthides). A la métaphase, les chromosomes sont disposés en un faisceau serré où tous les éléments sont allongés dans la direction des pôles. On obtient ainsi une sorte de plaque nucléaire comme chez *Paramecium*. Fait intéressant, chaque bâtonnet chromatique présente un clivage longitudinal et il est manifestement déjà bivalent. Puis survient une division *transversale* qui fragmente chaque paire en deux moitiés ; l'une monte vers un pôle, l'autre vers l'autre pôle. A la télophase, chaque paire se dissocierait ensuite ; ainsi, la reconstitution des noyaux-fils se ferait quand même sur des chromosomes simples.

part, il existe des boucles à tous les niveaux. Cette figure résulte de plusiers coupes optiques superposées ; dans chacune, on ne pouvait voir que des tronçons étendus parallèlement, ce qui donnait au nucléoplasme l'air d'être parsemé de bâtonnets plus ou moins longs, orientés dans la même direction. Les dessins R, S, T de Dangeard (page 334) représentent un tel aspect.

La figure 27 montre un cas un peu spécial qui se rapporte peut-être déjà à l'anaphase. On assiste en effet à la divison du nucléole, bien que le noyau soit encore de contour elliptique. L'aspect fibreux de l'élément chromatique est très curieux ; on a des files de granules, de bâtonnets assez peu colorés qui sont tendues d'un pôle à l'autre en séries parallèles ; il est difficile de dire si les grains et les bâtonnets sont, au sein d'une même file, reliés les uns aux autres par une substance de même nature qu'eux et qui n'aurait pas pris le colorant. Parfois, on en a l'impression ; mais il est également possible que l'on ait là des grains et des bâtonnets indépendants, simplement alignés selon des lignes de force. La première interprétation n'est pas invraisemblable ; mais il faut avouer qu'il y a peu de différence entre ceci et une *amitose fibrillaire.*

Fig. 25. — Elle est particulièrement intéressante, elle se rapporte à une espèce à élément chromatique épais. Aux extrémités du faisceau filamenteux, on voit un certain nombre de boucles faciles à reconnaître, largement ouvertes et assez peu nombreuses. Quelques autres boucles dans la région moyenne montrent que des coudes pareils peuvent se trouver à tous les niveaux. On acquiert encore ici la quasi-certitude que l'élément chromatique est un long filament pelotonné sur lui-même. Il ne peut absolument pas être question de chromosomes ; on ne pourrait non plus appliquer ici l'interprétation que Calkins et Cull (1907) donnent de la plaque nucléaire des divisions de *Paramecium caudatum* ; en effet, on voit avec une suffisante netteté que les branches de chaque boucle peuvent aller d'un bout à l'autre du faisceau filamenteux et jamais on n'a l'impression, même fugitive que les boucles sont opposées deux à deux, comme s'il s'agissait de chromosomes-fils décollés l'un de l'autre et seulement encore rattachés au niveau de l'équateur par leurs extrémités libres.

J'ajouterai encore que cette figure 25 me rappelle toujours celle que Fauré-Frémiet (1910) a donnée pour la métaphase du micronucléus d'un infusoire cilié, *Urostyla grandis.* Il y a de grandes chances pour que ce dernier présente, non des chromosomes, mais aussi un filament pelo-

tonné disposé comme celui de *Paramecium* et comme celui de la figure que je viens de décrire.

DANGEARD a certainement vu le même stade, sa figure 4, pl. III, en fait foi. Il s'agit d'un noyau à la prophase, chez *E. splendens*, qui présente un filament épais, avec de grosses boucles largement ouvertes et peu nombreuses. C'est un de ceux donnés par DANGEARD qui témoignent le plus en faveur de son interprétation.

Nous arrivons maintenant à l'anaphase. DANGEARD y distingue également deux périodes. Dans la première, « l'axe nucléolaire est de nouveau au contact de la surface nucléolaire et il se produit un léger temps d'arrêt pendant lequel le peloton tend à se séparer en deux moitiés ». Puis, la séparation se produit dans le milieu. Dans la seconde période de l'anaphase, l'axe nucléolaire continue son mouvement, entraînant avec lui chaque moitié du peloton; un nouveau spirème se reforme dans les deux noyaux-frères[1].

Fig. 28. — Nous sommes en pleine anaphase ; le peloton étiré dans toutes ses branches est en train de se couper d'une façon globale, en deux moitiés de taille identique. Il se forme une bande transversale intermédiaire, qui prend à peine l'hémalun et qui est constituée de suc nucléaire. Cependant, la séparation n'est pas encore définitive, car on voit subsister quelques minces filaments. Cela correspond à ce qu'on voit dans les figures D et E (page 336) de DANGEARD. De part et d'autre de la bande claire de séparation, se voient beaucoup d'extrémités libres, attestant que les parties du spirème tendues d'un pôle à l'autre viennent de se rompre. Il s'agit donc bien d'une *division transversale* comme dans la troisième division précopulatoire de *Paramecium* et comme dans la première de *Colpidium truncatum*. Ainsi que le dit DANGEARD, « il est bien évident que cette division transversale entraîne la fragmentation du spirème ; chaque segment devient un chromosome ; mais il est impossible de fixer leurs limites exactes, car s'ils ont leur bout libre du côté de l'équateur, on ne saurait dire d'une façon certaine s'il en est de même aux pôles. »

Pour ce qui concerne les limites de ces fragments chromatiques ; il est

1. Le nucléole des Euglènes est interprété, par HARTMANN et PROWAZEK (1907), comme étant u nucléolo-centrosome ; il dirige la division du noyau, et, à cause de son homologie avec le centrosome, est considéré comme représentant, dans l'appareil nucléaire des eugléniens, le micronucléus des infusoires (noyau cinétique).

Mais ces idées sont purement théoriques ; le fait que la division du nucléole des Eugléniens est toujours en avance sur celle du peloton filamenteux ne prouve nullement qu'il entraîne celui-ci à se diviser. Il paraît subir le premier le déséquilibre des forces qui provoque la division de l'euglène, et c'est sans doute tout ce qu'on peut dire.

Ajoutons que, pour GOLDSCHMIDT, POPOFF, etc., le nucléole des eugléniens est considéré comme un appareil chromidien, c'est-à-dire comme représentant ici le macronucléus des infusoires.

en effet difficile de les établir ; mais, ainsi que le montre la figure 28, j'ai vu à plusieurs reprises des boucles authentiques aux extrémités de la figure de division.

Fig. 29. — Elle correspond à la figure G (page 336) de DANGEARD et est plus démonstrative à cet égard : l'axe nucléolaire s'est rompu, le milieu de la figure de division très allongée est constitué uniquement par un bras de suc nucléaire, les extrémités libres des fragments du spirème sont très visibles. En faisant varier convenablement la mise au point, j'ai pu distinguer la présence de boucles sur les bords des extrémités polaires. Il se peut que un ou deux fragments soient à l'état de bâtonnets simples, non recourbés ; mais la grande majorité des fragments se présente comme des anses à longues branches.

Fig. 30. — Il s'agit d'un tout jeune noyau au stade J de DANGEARD ; les extrémités libres des fragments sont encore visibles ; les quelques granules au pôle sont des sections optiques de branches ; on voit aussi quelques boucles.

Fig. 31. — Elle appartient à un stade un peu plus avancé que la précédente, et provient d'une autre espèce. Il n'est déjà plus possible de distinguer les extrémités libres. Le spirème, dessiné intégralement, chose rendue possible par l'écrasement léger du noyau, paraît être complètement reformé. Ou bien les extrémités libres existent toujours, elles se sont entortillées et ont été ramenées sous les parties bouclées ; ou bien, il y a eu accolement bout à bout de toutes les extrémités libres.

Ceci nous ramène aux notions un peu anciennes de la reformation d'un spirème continu à la télophase, par soudure des anses, dans le schéma de la mitose. Il est impossible de prendre parti ; toutefois, le fait qu'on trouve un filament pelotonné sur lui-même aux autres stades, témoigne en faveur de la seconde interprétation (accolement bout à bout).

III. La structure au repos et pendant la division dans les noyaux du type B

Ce type de noyau appartient à une espèce d'euglène de grande taille dont j'ai eu un grand nombre d'exemplaires à ma disposition. Je crois que cette espèce est très voisine de l'*Euglena deses* décrit par DANGEARD ; elle s'en rapproche en tous cas beaucoup par l'aspect ordinaire du nucléoplasme. Comme chez *E. deses* aussi, il arrive assez fréquemment que le noyau paraît être séparé tout à fait en deux moitiés. Je dirai à ce propos que jamais la séparation ne m'a paru complète ; dans une coupe optique,

on dirait qu'elle l'est ; dans une autre, on voit que non. Il existe donc seulement une entaille transverse très profonde ; mais elle n'a sans doute pas plus d'importance que le repliement fréquent du noyau que montrent certaines espèces du type A (fig. 35).

a. Structure au repos

Chez *E. deses*, Dangeard dit que le noyau est gros, allongé en biscuit dans le sens de l'axe. Le nucléole est étiré en un cordon chromatique entier ou fragmenté, le nucléoplasme se montre toujours *homogène*. Chez *E. sanguinea*, il décrit aussi un noyau à nucléoplasme homogène. « Le nucléoplasme se montre parfois complètement homogène ; dans d'autres préparations, il est grossièrement granuleux ; enfin, on arrive quelquefois à distinguer dans la masse plusieurs centaines de granulations chromatiques régulières qui représentent sans doute les chromospires ». Le nucléole peut se fragmenter et le nombre de corpuscules chromatiques que donne sa fragmentation peut varier de deux à trente. Enfin, chez *Entosiphon sulcatum* (groupe des *Peranemacées*) le nucléoplasme est également homogène.

Les figures 33 et 34 montrent les deux aspects sous lesquels se présente ordinairement le noyau au repos dans l'espèce que j'ai étudiée. Dans les deux, le noyau est fortement allongé, son contour est irrégulier. Dans la figure 33, il est échancré sur le côté ; mais, parfois, ainsi que je l'ai dit, l'incision est beaucoup plus profonde, au point qu'on pourrait croire à une séparation complète. Ni dans la figure 33, ni dans la figure 34, ne sont représentés de nucléoles, les noyaux n'en montraient jamais, du moins de véritables. Mais le nucléoplasme renfermait toujours un certain nombre de masses chromatiques réparties sans ordre apparent ; peut-être ces masses, de taille variable, proviennent-elles d'un nucléole volumineux qui s'est fragmenté et dont les parties dispersées ne s'agrègent qu'au moment de la division.

Le nucléoplasme comprend une substance fondamentale et des granules. L'ensemble du noyau étant assez fortement teinté par l'hémalun, il convient de se demander si la substance fondamentale participe à la coloration, autrement dit si elle renferme de la chromatine dissoute ? La chose est très possible ; mais le nombre des granules chromatiques est, d'autre part, si élevé qu'on peut se demander si l'aspect diffus de la coloration est dû à de la chromatine dissoute ou bien à ce grand nombre de granules rapprochés et à l'épaisseur de leur gisement.

Dans le noyau de la figure 34, les granules prennent un autre aspect. Ils sont d'abord beaucoup moins nombreux, ensuite de plus petite taille. Pourtant, l'ensemble du noyau semble beaucoup plus homogène que précédemment ; c'est sans doute qu'une quantité plus abondante de chromatine est dissoute dans le suc nucléaire. Je n'ai pas rencontré de noyau présentant un nucléoplasme plus homogène que celui de la figure 34 ; toujours, j'arrivai à discerner les traces d'une constitution granuleuse. Mais n'oublions pas que nous avons affaire à des noyaux fixés, chez qui la fixation a fort bien pu faire apparaître ces granules ; peut-être sur le vivant, l'homogénéité est-elle complète, exception faite des masses chromatiques qui représentent (?) le nucléole éparpillé.

En tous cas, l'interprétation que donne Dangeard des noyaux granuleux homogènes ne paraît pas exacte. En effet, ainsi qu'on l'a vu plus haut, il admet que les granules correspondent à des chromospires, à autant de chromospires. Que ceci soit possible à un certain degré dans les noyaux du type A, je l'admets ; mais je ne puis croire que tous les granules d'un noyau comme celui de la figure 33 soient autant de boucles d'un spirème.

Le fait, qu'en certains endroits, des granules constituent des séries linéaires, des chaînettes d'association, prouve que ces grains sont en quelque sorte des chromomères. En se rassemblant, se rapprochant, ces grains reconstituent des filaments d'abord moniliformes, puis lisses. C'est ainsi que l'existence d'un spirème, extrêmement peu indiquée au repos, il faut le dire, est possible. Mais c'est différent de ce que pense Dangeard, pour qui chaque granule serait bien l'expression d'un chromospire, c'est-à-dire d'une boucle du peloton.

Mon opinion est donc qu'un noyau comme celui de la figure 33 est entièrement du type granuleux et non pseudo-granuleux. Ce qui le sépare des noyaux du type A, c'est précisément qu'aucun chromospire, aucune boucle n'y est conservée sous une forme chromatique homogène, mais résolue en un certain nombre de grains plus ou moins lâchement associés.

b. Pendant la division

Quand le noyau du type B va se diviser, il devient plus trapu, puis subsphérique (fig. 36). Alors il se porte à l'avant au-dessous de la vacuole principale, et ce déplacement du noyau détermine le renflement de l'euglène dans la région antérieure. Puis, cette masse plus ou moins

sphérique commence à s'allonger perpendiculairement à l'axe principal de l'euglène. Le noyau est alors très épais, très dense ; malgré cela, on arrive à reconnaître sa nature qui est essentiellement fibreuse (fig. 37) D'une extrémité à l'autre, dans le sens de sa plus grande dimension, sont tendues des portions filamenteuses, nombreuses et serrées.

Avec beaucoup d'attention, on voit qu'aux deux extrémités se trouvent des boucles peu ouvertes qui, selon les cas, sont plus ou moins faciles à distinguer ; parfois, on les chercherait en vain, tellement l'élément filamenteux est tassé ; d'autres fois, on en trouve qui dépassent un peu sur le côté ou aux extrémités. Vaille que vaille, on a l'impression d'un peloton grêle, continu, enroulé sur lui-même un très grand nombre de fois, et on ne peut guère en avoir d'autre. Sans doute, tout cela n'est pas parfaitement évident, on ne saurait en fournir la démonstration, de même qu'on n'en pourrait prendre une photographie ; pourtant, il y a autre chose qu'une simple apparence.

Quant au système nucléolaire, s'il existe, je n'ai pu le mettre en évidence.

Fig. CIX. Extrémité antérieure d'un euglène du type *E. deses* à la fin de la division du noyau (× 600).

Puis, ce paquet fibreux s'allonge encore et s'étrangle peu à peu en prenant la forme en corset. L'étranglement continue, en même temps que le grand axe s'allonge ; on obtient bientôt une masse nucléaire ressemblant à une haltère (fig. 39). La partie resserrée devient plus claire et n'est plus traversée que par quelques parties filamenteuses plus ou moins épaisses. Les deux extrémités sont occupées par deux masses sombres qui semblent bien être de nature fibrillaire elles aussi, mais qui ne le laissent guère voir. Pourtant, sur les côtés de ces parties massuées, des régions moins épaisses permettent de reconnaître que l'on a bien toujours des filaments ; mais, ailleurs, ceux-ci sont si pelotonnés, si serrés, que les masses de l'haltère nucléaire en paraissent homogènes.

De la figure 39, on passe ensuite à la figure CIX ; ici, la division est presque complètement achevée. Entre les deux noyaux-frères, d'aspect si concentré et à contours irréguliers, il persiste encore un pont de substance peu chromatique, du suc nucléaire probablement, bordé ou non par une mince pellicule plus colorable. Finalement, ce tractus se coupe, la division du noyau est achevée ; aussitôt, la division longitudinale de l'individu commence, en débutant par la gouttière et la vacuole antérieures.

Dans la figure 38, j'ai représenté le noyau en division d'un très grand exemplaire ; ici, la nature filamenteuse du noyau est plus facile à voir et ne fait même aucun doute ; les boucles étaient assez bien visibles aux extrémités. Les pôles étaient occupés par une masse peu chromatique (au moins avec l'hémalun) et renfermant un certain nombre de grains ; peut-être sont-ce là les représentants du nucléole. En général, je ne suis pas arrivé à voir le nucléole de cette espèce ; mais, une fois, il m'a semblé le retrouver dans un noyau en division ; alors il serait grêle, beaucoup moins important que dans les noyaux du type A.

Comme on voit, si la division du noyau du type B, se laisse, malgré tout ramener à celle du noyau du type A, il n'en est pas moins vrai qu'elle en représente une forme obscurcie, peut-être même raccourcie ; et avec elle, il semble bien que nous avons fait un pas de plus vers l'amitose.

Je crois pouvoir la considérer comme une forme de passage entre l'haplomitose et l'amitose fibrillaire.

IV. Le chondriome et la nutrition des Euglèniens

Selon Dangeard, on trouve chez les Euglènes, à la fois la nutrition hétérotrophe, l'autotrophe et la mixotrophe. Mais c'est le dernier genre de nutrition qui peut être considéré comme le mode de vie ordinaire des Euglènes. Or, la nutrition mixotrophe se compose de la nutrition saprophytique, et de l'assimilation chlorophyllienne ; laissons cette dernière de côté et n'envisageons que la première ; elle est caractérisée par le fait que l'individu se nourrit par imbibition, à travers son tégument, des éléments nutritifs contenus dans les liquides, à la manière d'une racine de plante dans le sol.

Chaque euglène peut alors être considéré comme étant une véritable cellule absorbante ; et, en se plaçant au seul point de vue physiologique, il est tout indiqué de le rapprocher de la cellule à plateau de l'intestin, c'est-à-dire l'élément absorbant type.

Or, des travaux récents viennent apporter des renseignements intéressants sur le fonctionnement de cette catégorie de cellules intestinales. L'absorption intestinale serait due bien plutôt à un phénomène d'activité cellulaire, à un véritable phénomène de sécrétion interne, qu'à de simples phénomènes physico-mécaniques (osmose, pression, etc.). La structure et le fonctionnement de la cellule intestinale seraient absolu-

ment comparables à la structure et au fonctionnement de la cellule glandulaire.

Dans ces deux sortes d'éléments, on trouve des filaments mitochondriaux plus ou moins allongés (chondriocontes de MEVES). Par exemple, la cellule intestinale de *Bombinator pachypus* étudiée à jeun, montre d'après CHAMPY (1911) les chondriocontes sous la forme de longs filaments lisses, flexueux, rarement variqueux, dont quelques-uns, traversent la cellule d'un bout à l'autre. D'autres chondriocontes, plus courts, plus entortillés, n'occupent que les extrémités supérieure et inférieure de la cellule. « Ils sont là nombreux, serrés, constituant ainsi deux condensations polaires de l'appareil mitochondrial ».

FIG. CX. Coupe longitudinale d'un euglène montrant le noyau au repos, et le chondriome à l'état filamenteux ou statique. Hématoxiline ferrique (100).

Si l'on fait ingérer des substances albuminoïdes, du blanc d'œuf, par exemple, voici ce que l'on constate, d'après CHAMPY. Dès le début de l'absorption, tout le paquet apical de chondriocontes et tous les chondriocontes de la moitié supérieure de la cellule sont résolus en granulations. Rapidement, les grains deviennent plus gros. Le paquet basal se transforme lui aussi en granulations, mais plus tardivement que le paquet apical. De telle sorte qu'en pleine absorption, la cellule ne renferme plus dans toute sa hauteur que des granulations de taille variable. La résolution des chondriocontes en granulations est donc due à ce que les aliments traversent le cytoplasma.

Puis, on voit apparaître des vacuoles en grand nombre dans la zone sous-nucléaire ; chaque grain ou chondrioplaste se transforme, en effet, en une gouttelette d'albumine qui va être excrétée dans les espaces lymphatiques.

Les cellules glandulaires présentent les mêmes modifications pendant leur activité. Ainsi, des cellules du pancréas d'un chien à jeun présentent des chondriocontes longs et lisses ; mais, deux à trois minutes après injection de sécrétine, les chondriocontes sont courts et granuleux ; puis ils se résolvent en granulations, ce qui fait dire à CHAMPY que la forme granuleuse semble être l'état dynamique de l'appareil mitochondrial dont la forme filamenteuse serait l'état statique.

Quant au rôle intime de l'appareil mitochondrial, il peut être double : 1° il peut n'avoir qu'une action catalytique sur la substance ingérée, et alors il se modifierait peu (ainsi qu'on peut le constater pendant l'absorption des sels ou du glucose) ; 2° il se détruit en formant des substances nouvelles, notamment l'albumine et la graisse.

Le chondriome de l'Euglène, dont il est temps de parler, présente les plus grandes ressemblances avec celui du type *Bombinator* décrit par CHAMPY ; en particulier, le stade à chondriocontes est presque superposable. Je puis me dispenser de décrire en détail le chondriome de l'Euglène ; un simple coup d'œil sur les figures CX et CXI montrera quelle est sa physionomie.

FIG. CXI. Coupe longitudinale d'un autre euglène montrant le chondriome à l'état granuleux (1000).

Il paraît être, en général, réticulé ; mais, en beaucoup d'endroits, l'impression d'un réseau est due à une illusion d'optique, les longs chondriocontes se croisant les uns les autres et s'entremêlant de façon variée. Dans la région antérieure (fig. CX), le chondriome donne un paquet de filaments très serrés, rappelant le paquet apical de la cellule du *B. pachypus*. Dans la région moyenne, les chondriocontes circulent dans les intervalles cytoplasmiques laissés par les vacuoles ; ce qui fait croire souvent que les chondriocontes entourent directement les vacuoles, comme s'ils en étaient la bordure de sécrétion. De-ci, de-là ; des parties sont à l'état de granules, avec un aspect moniliforme caractéristique.

Mais une question importante se pose : cet appareil mitochondrial est-il réellement en rapport avec l'absorption holophytique ? N'est-il pas plutôt en rapport avec une sécrétion glandulaire du cytoplasme de l'euglène? La réponse est difficile à donner. C'est qu'en effet, certaines espèces d'euglènes sécrètent abondamment du mucus gélatineux autour d'elles. Ainsi, « KLEBS dit que l'enveloppe mucilagineuse, chez l'*Euglena sanguinea*, résulte de la sécrétion de filaments fins qui s'unissent rapidement en une masse homogène : il a vu sous la membrane de petits corps arrondis qui se colorent par du vert de méthyle et qui correspondent bien à l'endroit de formation des filaments muqueux. » (DANGEARD).

Chez *Euglena splendens*, DANGEARD trouve un réseau muqueux à mailles irrégulières qu'il a réussi à colorer au moyen de l'action combinée du picro-carmin et de l'hématoxyline prolongée fort longtemps.

Chez *E. velata*, le même auteur décrit également un réseau de filaments qui viennent aboutir à la membrane perpendiculairement à sa surface.

Le réseau que j'ai reproduit correspond-il à celui dont parle DANGEARD ? Je ne saurais le dire. En tous cas, je ne trouve dans la figure II de sa planche III aucune indication se rapportant à ce que j'ai observé. Par contre, il semble bien que les granules noirs de ma figure CXI et que je considère comme des mitochondries (on les trouve réparties dans tout le cytoplasme) sont ceux que DANGEARD a décrits chez *E. granulata*.

Le fait que le chondriome des Euglènes peut s'étendre à travers tout le cytoplasme et se développer depuis la membrane jusqu'au noyau (fig. 32) semble prouver qu'il est plutôt en relation avec l'absorption. Mais, c'est là un point qu'il faudrait étudier tout spécialement et de façon expérimentale.

Je ne veux pas clore ce chapitre sans noter qu'il serait également intéressant d'établir chez les Euglènes si les chloroplastes ont quelque chose à voir avec les mitochondries.

GUILLIERMOND (1912) a montré récemment que tous les plastes leuco-chloro-chromoplastes) des Phanérogames ont une origine mitochondriale. En ce qui concerne les chloroplastes, on voit d'abord les chondriocontes, sous forme de bâtonnets courts et trapus, se renfler, soit à l'une de leurs extrémités, soit à leurs deux extrémités, soit en leur milieu ; puis les parties filiformes des chondriocontes disparaissent, il ne subsiste plus que des grains sphériques ou ovoïdes : ce sont les chloroplastes qui présentent bientôt à leur intérieur un ou plusieurs grains d'amidon, incolores et brillants. Par la suite, les chloroplastes résorbent leur amidon, ce qui fait croire que ce dernier contribue à leur formation.

Comment naissent les chromoplastes des euglènes ? Le grand développement du chondriome permet de croire que les mitochondries jouent chez eux un rôle considérable dans l'élaboration de ces plastes. Et, bien que, d'après GUILLIERMOND, les chloroplastes des Algues ne seraient pas comparables, par leur évolution, à ceux des Phanérogames, il serait désirable que cette question fît l'objet de recherches approfondies ; la facilité avec laquelle ces flagellés se prêtent à l'expérimentation devrait engager à en faire l'entreprise ?

Chapitre IX

COMPARAISON DU NOYAU DES EUGLÉNIENS AVEC LE MICRONUCLEUS DES PARAMECIES

Après la double étude qui vient d'être faite, il apparait suffisamment que : la division du micronucléus de *Paramecium* présente les plus grandes analogies avec celle du noyau des Euglènes. En effet, nous avons vu, chez *Paramecium*, que le micronucléus ne présente pas de chromosomes lors de sa division, mais renferme en suspension dans le suc nucléaire une sorte de peloton filamenteux, très long et très bouclé. De plus, on trouve un tel filament pelotonné à tous les stades, aussi bien au début que dans le milieu de la division (plaque nucléaire) ; à l'anaphase, il est vrai, le peloton se coupe en deux, mais, déjà, à la télophase, il semble être complètement reconstitué. Enfin, il est plus que probable qu'il persiste pendant le repos, période d'ailleurs assez courte chez les infusoires.

Chez les Eugléniens, la substance chromatique se présente presque toujours sous la forme d'un peloton continu ; ceci est au moins certain pour la plus grande partie des espèces, celles de notre type A. Et lorsqu'on étudie la division du noyau euglénien, ne se pose-t-on pas constamment les mêmes questions qu'en étudiant celle du micronucléus de *Paramecium*? On se demande si la structure au repos est granuleuse ou pseudo-granuleuse, s'il existe des granules correspondant aux chromomères d'un filament ou bien des granules libres, si l'on trouve des chromosomes véritables pendant la première partie de la division, s'il y a des extrémités libres dans la plaque nucléaire ou bien des boucles terminales. On a vu précédemment comment il faut répondre à ces demandes, il est inutile de revenir sur ce point.

La conclusion qui s'impose est que (laissant de côté le nucléole des Eugléniens qui ne trouve pas son équivalent chez les Infusoires), l'élément chromatique est le même et se comporte de la même façon chez les paramécies et chez les euglènes. Il est caractérisé essentiellement par ceci qu'au moment où va se produire la séparation en deux noyaux-frères il consiste en un peloton grêle continu, plus ou moins compliqué, qui oriente ses boucles entre les deux pôles de la division. La division coupe le peloton étiré, par le milieu, de telle sorte que, pour ses parties tendues d'un pôle à l'autre, il se fait une coupure transversale.

La comparaison de la division chez les euglènes avec celle du noyau de *Colpidium truncatum* est, au premier abord, moins facile. En effet, nous avons chez cet infusoire apparition de formations chromosomiques à la

fin de la prophase I. Mais il n'est pas du tout certain que ces formations soient des chromosomes ; en tous cas, la rapidité avec laquelle elles reprennent l'allure filamenteuse, ou se transforment en séries linéaires granuleuses, et le fait qu'elles se divisent par rupture transversale, sont des arguments sérieux pour rapprocher aussi la division du noyau chez cette espèce de celle du noyau des euglènes.

J'en dirai autant pour d'autres espèces où il est bien prouvé que le micronucléus se divise transversalement selon le mode le plus simple. Ainsi pour *Anoplophrya branchiarum* (Stein) étudié par B. Collin (**1909**), pour *Carchesium polypinum* où Fauré-Frémiet (**1910**) a observé la division du micronucléus *in vivo* et où elle est transversale pour les éléments chromatiques ; pour *Boveria subcylindrica*, var. *concharum*, d'après N. M. Stevens (**1910**). Et il en est certainement de même pour la troisième division de *Orchitophrya stellarum*, représentée par C. Cépède (**1909**), peut-être même aussi pour la première division, qui paraît bien se faire par coupure transverse des éléments chromatiques.

Chez les Euglènes, au cours de la première moitié de la division, le peloton peut montrer les indices sûrs d'un clivage longitudinal (fig. 22 et 32, pl. III). Mais c'est ici une manifestation d'importance tout à fait secondaire qui regarde seulement le mode d'équilibre entre la substance chromatique et le suc nucléaire à un moment donné ; ce clivage n'a rien à voir avec la division du noyau ; c'est un des nombreux cas de cette *division longitudinale inefficace* de l'élément chromatique, dont la notion est particulièrement intéressante à méditer. Chez *Paramecium*, j'ai cru trouver aussi l'indice d'un tel clivage pendant la prophase des deux premières divisions. Mais, après le dernier coup d'œil sur les préparations, je crois plus sage de en pas insister sur sa réalité, difficile à prouver.

La division des eugléniens ayant été appelée *haplomitose* par Dangeard (**1900**) et définie de telle sorte que l'on peut faire abstraction du nucléole sans en altérer la notion, je pense que l'on peut dire que la division du micronucléus de tous les infusoires ciliés est aussi une haplomitose.

Chapitre X

L'APPAREIL NUCLÉAIRE DES CYANOPHYCÉES (Pl. IV)

Le résultat le plus important acquis, précédemment, chez *Paramecium*, est que le micronucléus présente constamment (à l'anaphase excepté) un peloton chromatique. Ayant, d'autre part, repris l'étude

du noyau des euglènes et de son mode de division, je suis arrivé à la conclusion qu'une grande ressemblance existe entre le mode de division du noyau des euglènes et celui du noyau des infusoires. La division du micronucléus est aussi une *haplomitose*.

J'en étais là de mes observations quand des recherches bibliographiques sur le noyau des Bactéries m'amenèrent à prendre connaissance de l'appareil nucléaire des cyanophycées. La lecture du mémoire de Guilliermond (1906), et surtout l'examen de ses belles planches, me donnèrent l'idée que, en dépit de la singularité du rapprochement, il n'y avait pas loin entre le « réticulum » chromatique, décrit par cet auteur chez les algues bleues, et le peloton filamenteux des paramécies et des euglènes. Je récoltai quelques espèces de ces algues et me mis à la recherche de leur appareil chromatique; voici comment un chapitre sur le noyau des cyanophycées a été annexé à ce travail qui devait être consacré exclusivement à l'étude des mitoses précopulatoires de *Paramecium*.

Je n'ai pas entrepris de revoir longuement la cytologie des algues bleues. Comme pour les euglènes, j'ai simplement voulu me familiariser avec un matériel d'études nouveau pour moi et tâché de retrouver les aspects si frappants reproduits par Guilliermond dans ses dessins.

Je rappellerai très brièvement les données les plus récentes que nous possédions sur la structure de la cellule des cyanophycées. Elle comprend, d'après Guilliermond, chez *Phormidium favosum*, par exemple, une zone corticale, renfermant le cytoplasme qui contient le pigment bleu à l'état de dissolution ; et, une partie médiane (corps central de Bütschli), constituée par de l'hyaloplasme dans lequel on trouve la formation nucléaire.

La partie médiane renferme en outre des corpuscules métachromatiques (grains rouges de Bütschli) et des corps nucléoliformes. Quant à la zone corticale, elle renferme des granulations particulières, les « cyanophyeinkörper » de Hieronymus, qui ne seraient pas des formations constantes et qui ont été considérés comme des produits de réserve.

J'ai coupé trois espèces différentes, sur lesquelles il me serait bien difficile de mettre un nom sans me tromper. L'une d'elles est peut-être le *Calothrix pulvinata* étudié par Guilliermond dans ses figures 51-55, pl. 10. Mais les deux autres ne paraissent pas avoir été observées par lui. Dans ma description de leur formation nucléaire, j'ai appelé respectivement ces trois espèces, les espèces A, B, C, cela pour ma propre commo-

dité. Celle qui correspond probablement à *C. pulvinata* est l'espèce B.

Espèce A. — Les trichomes de cette espèce sont moniliformes et rappellent un peu les filaments des Nostoccacées. Chaque élément renferme au repos trois ou quatre formations chromatiques, en bâtonnet ou en lame, qui s'étendent d'une extrémité à l'autre de la cellule ; souvent leurs terminaisons sont en pointe et les pointes des trois ou quatre bâtonnets convergent vers le même point de la face antérieure de la cellule. Ceci est représenté dans les figures 46 et 47, pl. IV ; la convergence des extrémités est due au genre de division de la cellule et des bâtonnets chromatiques. En effet, lors de l'étranglement transversal de chaque élément, les bâtonnets normalement écartés comme dans la figure 46 (dessin de droite) sont rapprochés étroitement et comme étranglés dans leur milieu, au niveau de la constriction. Puis la division a lieu ; mais les nouvelles extrémités, quoique libres, demeurent rapprochées et convergentes.

Dans la figure 45 (provenant de cellules fixées au sublimé acétique), les éléments chromatiques sont plus rapprochés et, par leur rapprochement, donnaient plus que dans les préparations au Flemming l'aspect d'une formation nucléaire compacte. Parfois, ainsi qu'on le voit dans les deux éléments de droite de la figure 45, les bâtonnets ne paraissent pas indépendants, mais soudés, comme s'ils dépendaient d'une sorte de spirème étiré.

En coupe transversale, on trouve les aspects représentés dans la figure 44 ; c'est, ou bien une croix épaisse, ou bien un aster à cinq branches, ou encore deux bâtonnets.

Les formations chromatiques en bâtonnets de cette curieuse espèce pourraient souvent être appelées des chromosomes. Mais je ne crois pas cela juste, ni nécessaire. En tous cas, on ne se refusera pas à admettre qu'elles sont absolument identiques aux formations chromosomiques de certains infusoires du type *Colpidium truncatum*, étudié plus haut, les *Boveria*, *Anoplophrya*, etc.

Espèce B. — La formation nucléaire de cette espèce a été décrite en détail par Guilliermond ; je puis donc passer rapidement sur sa description. Les figures 48, 49, 50 se rapportent à elle ; en 48, nous avons un fragment de trichome vu dans une coupe de 5 μ énergiquement colorée par l'hématoxyline au fer ; les deux noyaux supérieurs proviennent d'une division récente, ceux qui viennent ensuite montrent différents stades de la division par étranglement transversal.

Les figures 49 et 50, faites à un plus fort grossissement et dans des coupes de 2 μ, montrent mieux la véritable structure de l'élément chromatique.

On se demande d'abord si l'on n'a pas affaire à un réseau vrai, formé de travées plus fortes et d'anastomoses plus faibles. Mais, même dans les aspects reproduits en 49, on reconnaît assez facilement la présence d'une sorte de spirème un peu spécial, il est vrai, mais authentique, plus ou moins irrégulier, enroulé de diverses façons et pourvu de boucles comme le peloton des paramécies. L'apparence réticulée est simplement due à l'enchevêtrement considérable du filament pelotonné. A remarquer que ce peloton est constamment orienté, comme l'est celui des paramécies dans la figure de plaque nucléaire. Aussi paraît-il parfois sous l'aspect d'un faisceau serré de bâtonnets plus ou moins incurvés dans le milieu, disposés parallèlement les uns aux autres comme les bâtons d'un fagot. Cependant, ces bâtonnets ne paraissent jamais, dans les coupes assez épaisses, pourvus d'extrémités libres ; mais ils sont reliés les uns aux autres par des boucles parfois bien évidentes.

Dans les coupes transversales très minces (fig. 50), il est plus facile de voir la réalité d'un spirème. Très souvent, en effet, elles contiennent des boucles et portent la preuve qu'on n'a pas affaire à des bâtonnets indépendants. On doit conclure que dans cette espèce B, laquelle correspond très vraisemblablement à *Calothrix pulvinata*, l'élément chromatique ressemble beaucoup par sa nature et sa disposition à celui des noyaux de *Paramecium* et des eugléniens pendant leur division.

Espèce C. — On est ici en présence d'une grande espèce non étudiée par Guilliermond (1906). Un coup d'œil sur les figures qui s'y rapportent montrera que le noyau présente une physionomie très particulière. Dans la figure 40 (fixation au sublimé acétique), chaque section longitudinale du noyau présente une forme rectangulaire très régulière. L'élément chromatique même est une sorte de filament moniliforme constitué de microsomes rapprochés, accolés ou légèrement fusionnés. C'est ainsi que parfois on voit des traînées granuleuses, où chaque composant paraît indépendant, et alors on croirait avoir une structure granuleuse vraie où les granules sont seulement orientés. Mais, d'autres fois, on a des sortes de bâtonnets moniliformes intercalés sur le trajet des séries granuleuses ; ces bâtonnets résultent sans doute de l'accolement et d'un commencement de fusion des granules.

Dans les préparations au Flemming, insuffisamment lavées après la

fixation, la coloration est plus difficile naturellement ; on ne distingue pas alors de ces bâtonnets, pas d'empâtements et l'on ne trouve que des granules sériés, parfois assez écartés. Dans la figure 41, obtenue dans une préparation où l'action du Flemming a été de courte durée, les séries granuleuses sont très nettes, bien séparées les unes des autres. En outre, leur direction est un peu oblique ; on a l'impression qu'elles tournent selon une hélice autour du grand axe du trichome.

Dans la figure 43, plus intéressante, on trouve la preuve que les granules ne correspondent pas à une structure granuleuse vraie, mais à des épaississements régulièrement répétés d'une formation spirémateuse. On y voit encore que l'élément chromatique est un véritable peloton pourvu de boucles aux deux extrémités. En particulier, la cellule d'en haut, dans la figure 43, montre une boucle, un peu écartée, qui était extrêmement nette dans la préparation.

Je tiens à insister sur ce point : au premier examen des noyaux de cette cyanophycée, on ne penserait pas à l'existence d'un tel peloton ; on croirait que le noyau est simplement formé de nombreux microsomes en suspension, sans grand ordre, dans l'hyaloplasme. Mais une observation plus attentive montre que les granules sont toujours orientés, qu'ils soient ou non agglutinés, selon des séries parallèles régulières.

Enfin, on découvre que tout cela représente un peloton granuleux, ordonnant ses boucles et les branches de celles-ci, absolument comme le filament chromatique des plaques nucléaires de l'euglène et de la paramécie.

Cyanophycinkörper. — Je dois dire un mot de ces enclaves cytoplasmiques. Dans les préparations fixées au Flemming, et uniquement dans celles-là, j'ai trouvé presque constamment dans la zone corticale des granules chromatiques qui correspondent sans doute aux grains de cyanophycine de Hieronymus. L'espèce A ne les montre jamais ; l'espèce B, au contraire, en était abondamment pourvue, mais seulement après une forte coloration ; alors, le cytoplasme était littéralement criblé de petits points noirs qui obscurcissaient ce dernier, par ailleurs fort homogène.

Dans l'espèce C, ils sont moins nombreux, mais de grande taille, presque aussi grande que celle des granules du noyau. La figure 42 *a* correspond à une coupe transversale où leur nombre était plus élevé que d'ordinaire, et, par endroits, ils remplissaient tellement la zone corticale que là il était difficile de les distinguer des grains périphériques de la formation nucléaire.

Je crois qu'on peut les considérer comme des sortes de grains mitochondriaux et qu'ils représentent un chondriome intercalé entre le milieu organique et l'appareil nucléaire. Leur situation dans le cytoplasme autour de ce dernier, leur ressemblance frappante avec les mitochondries que j'ai vues dans les spermatocytes I en division du Chat et du Rat, enfin le fait que les matériels fixés au sublimé ou à l'alcool s'en montrent dépourvus, tandis que tous les trichomes qui en possédaient avaient été traités par le Flemming, justifient cette assimilation.

Discussion. — Les faits apportés par Guilliermond (1906) sont indiscutables, mais la façon dont il les a interprétés, d'ailleurs extrêmement mesurée, appelle quelques remarques. Pour lui, l'élément chromatique des Cyanophycées est un réticulum ; malheureusement, il ne l'a pas suffisamment établi comme tel, et il faut avouer que ses figures ne parlent pas toujours en faveur de l'évidence d'un réseau ; en tous cas, pas d'un réseau ordinaire. Combien, au contraire il est naturel d'y retrouver une sorte de peloton plus ou moins embrouillé ! Guilliermond dit lui-même, il est vrai, que le réticulum se présente souvent comme un peloton ; ce serait donc un réticulum très particulier. Selon moi, l'existence d'un peloton, et non d'un réseau, serait indubitable. Je fais exception, bien entendu, pour l'espèce A. Seulement, pour B. et C, comme le peloton est fort nombreux, très serré, des accolements se produisent et aussi un certain nombre d'anastomoses inévitables ; et cela, dans une certaine mesure, ferait croire à la réalité d'un réticulum au sens de Guilliermond.

Guilliermond admet d'autre part que cet élément nucléaire est formé d'une substance achromatique correspondant à la linine, dans ou sur laquelle on distingue des granulations chromatiques.

Cette notion de linine indépendante de la chromatine est un peu ancienne déjà (voir le chapitre V, *b*), et je ne crois pas pour ma part à l'existence de ce support dont parle Guilliermond ; je pense que l'élément chromatique est constitué d'une seule et unique substance, dont la coloration varie avec l'état physique et est d'autant plus forte, en général, que la masse est plus grande ; dans un filament moniliforme de chromatine, il peut ainsi arriver que les déliés ne se colorent pas plus que des fibres dites achromatiques.

Mais je suis complètement de son avis, quand il fait remarquer que l'élément se montre formé de granulations chromatiques et ne paraît plus homogène, après fixation au Flemming. Avec les autres fixateurs, tels que sublimé, alcool à 90°, l'élément chromatique se montre, dit

Guilliermond, uniformément coloré. J'avais déjà fait une semblable remarque à propos de la structure du noyau au repos des Euglènes (type A) ; la fixation au Flemming contracte violemment la substance chromatique ; d'un filament uniforme, elle fait un filament moniliforme ; parfois même, elle le transforme en une simple rangée de granules juxtaposés. Il est important de tenir compte de cette action particulière pour décider si un noyau possède une structure granuleuse vraie ou une pseudo-granuleuse. Des auteurs, il est vrai, pourraient arguer que, seule, la structure granuleuse est authentique et que la fixation au Flemming est la seule qui soit assez fidèle. Il faudrait étudier sur le vivant le noyau des euglènes et des cyanophycées pour trancher le différent.

Quoi qu'il en soit, la remarque précédente de Guilliermond ne peut s'adresser à notre espèce C ; car, chez elle, les granules se voient en tous temps, aussi bien après la fixation à l'alcool qu'après celle au Flemming. Seulement, après l'acide osmique, les granules sont plus individualisés et peut-être plus petits. La forme de peloton granuleux, telle que je l'ai décrite dans l'espèce C, a été vue par Guilliermond chez *Phormidium favosum* où elle n'est pas du tout normale ; elle serait due, ici, simplement à l'emploi du Flemming.

Le type d'appareil nucléaire que présente l'espèce C est particulièrement intéressant, parce qu'il se rapproche beaucoup de certains macronucléi d'infusoires en division. Ainsi, il existe fort peu de différence entre lui et le macronucléus de beaucoup de Tentaculifères, tel qu'il a été décrit récemment par B. Collin (1912). Chez ces derniers protistes, le prélude de la division du macronucléus est marqué par un étirement et une orientation des microsomes chromatiques en files parallèles régulières ; puis, par la soudure des microsomes étirés de façon à donner naissance à des fibres chromatiques continues.

Cet état du noyau, *passager* chez les ciliés et les acinètes, est au contraire l'état *continuel* du noyau de l'espèce C. C'est que, chez les cyanophycées, la division des cellules ne présente pas de repos appréciable ; le noyau est sans cesse en mouvement. Mais, à cette différence près, d'ailleurs légère, on peut dire qu'il y a presque identité dans l'arrangement des particules chromatiques dans le macronucléus d'*Ephelota gemmipara*, se préparant à la division par exemple, et celui de l'espèce C.

Comme on voit, lorsqu'on tente de définir la formation chromatique des algues bleues, il faut toujours avoir à l'esprit qu'elle est constamment

en division ; elle ne peut et ne doit donc être comparée qu'à une autre formation également en division.

Aussi est-il évident qu'on fait fausse route si l'on vient à comparer l'appareil chromatique de l'espèce C à un noyau au repos de végétal plus élevé ou de Métazoaire. On arriverait ainsi trop facilement à nier la nature nucléaire de cet appareil des cyanophycées. En effet, si régulier qu'il soit quelquefois, comme dans l'espèce C, par exemple, il ne présentera jamais ni la forme ovoïde, ni la membrane, ni l'une des structures quiescentes des noyaux ordinaires.

FIG. CXII. Reproduction des figures 9, 10, 26, 27 et 28 du mémoire de GUILLIERMOND (1906) sur la cytologie des Cyanophycées.

Tout s'éclaire d'un jour très vif, si, songeant au préalable à ce qu'est le noyau quiescent des spirogyres, on examine ce qu'il donne pendant la division. Un récent travail de MISS L. MERRIMAN (1913), sur la division du noyau de *Spirogyra crassa*, apporte des renseignements particulièremen intéressants à cet égard.

Le noyau quiescent de cette algue est absolument typique. Sa forme est ovoïde, il présente une membrane nucléaire, il contient un gros nucléole et une sorte de réseau. A la prophase, le nucléole et une partie du réseau fournissent un spirème authentique résultant de l'agrégation d'un grand nombre de granules chromosomiques. Ce spirème est épais et retient très fortement le colorant ; en section transversale, il se révèle comme ayant une structure tubuleuse. C'est à cette structure en tube qu'est due l'apparence d'une division longitudinale à

la prophase (encore un autre cas de division longitudinale inefficace).

A la métaphase, le spirème constitue une plaque nucléaire épaisse et assez élevée, qui se partage bientôt par le milieu en deux moitiés semblables. Il n'intervient donc pas de division longitudinale, et il n'y a pas non plus de division transversale à proprement parler, mais une graduelle élongation, un étirement en des points variables des parties allongées du spirème.

Les figures 25, 26 et 31 de Miss Merriman, reproduites dans ma

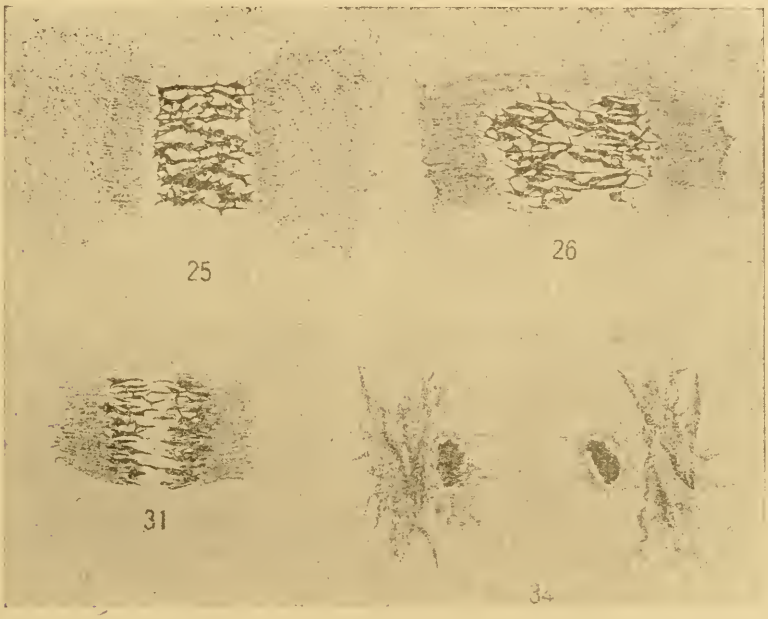


Fig. cxiii. Reproduction des figures 25, 26, 31, 34 du mémoire de L. Merriman (1913). En 25, spirème formant une sorte de plaque nucléaire : en 26 et en 31, la division transversale de ce spirème, comme chez les Euglènes et les Cyanophycées (et aussi comme chez *Paramecium caudatum*).

figure cxiii, montreront mieux qu'aucune explication développée, la grande ressemblance que présentent ces stades de la métaphase et de l'anaphase, chez *Spirogyra crassa*, avec les stades correspondants chez les Cyanophycées, en particulier chez *Phormidium favosa* (fig. cxii, 10). Le noyau de *Phormidium* serait donc en quelque sorte un noyau de *Spirogyra crassa* toujours en division, qui passerait directement de l'anaphase à la prophase sans intervalle de repos, ou sans changement de structure lors de l'état quiescent.

Aussi, je crois qu'il n'est pas nécessaire de comparer l'appareil nucléaire des Cyanophycées au chromidium des protozoaires, ainsi que l'a fait

Guilliermond. Quand cet auteur a réalisé ses recherches, on parlait encore beaucoup de chromidies et de chromidium. L'école de Münich venait d'édifier sa théorie, ayant à la base le principe suivant : le noyau peut entrer en rapport avec le cytoplasme en *expulsant* dans ce dernier une partie de sa chromatine qui y demeure et constitue un appareil chromidial. Très souvent, cet appareil prend l'aspect d'un réticulum chromatique grossier, qui envahit plus ou moins le cytoplasme.

C'est à ce réseau que Guilliermond a cru devoir comparer les formations chromatiques des cyanophycées ; c'est même, en partie, en s'appuyant sur la ressemblance extérieure qu'il a conclu que ces formations étaient bien de nature nucléaire. Je ne sais si l'on croit encore, ou si l'on croira longtemps, que le chromidium est d'origine nucléaire ; mais je ne suis guère tenté de rapporter à un chromidium l'appareil nucléaire de l'espèce C, par exemple. J'ai étudié, pour ma part, le chromidium si volumineux des Arcelles ; il n'est pas réticulé, il est vrai, et il est au contraire très massif, mais il me paraît tellement différent à tous égards des formations chromatiques des Cyanophycées que je suis sceptique sur la nature chromidiale de ces formations.

Quant au réseau de *Fœttingeria actinarium* décrit par Caullery et Mesnil, et quant aux filaments discontinus des infusoires parasites des Céphalopodes dont parle Guilliermond, ce sont des macronucléi de forme extrêmement spéciale, et je ne crois pas possible de les rapprocher utilement de ce que l'on voit chez les algues bleues. Chez ces algues même les plus volumineuses, les formations nucléaires sont de petite taille et leurs dimensions n'atteignent même pas celle d'un micronucléus de *Paramecium* au stade de la plaque nucléaire (métaphase) ; la comparaison des figures 6 (pl. I) et 40-42 (pl. IV), faites au même grossissement le prouve. La vérité, c'est que leur ressemblance avec les réseaux chromidiaux est tout à fait superficielle ; ces derniers sont tout au plus homologues des cyanophycinkörper qu'on trouve dans le cytoplasme de la zone corticale.

Ni l'absence de membrane, ni la forme générale ne sont des caractères dont il faille tenir compte. Car la membrane nucléaire est, comme on sait, une différenciation cytoplasmique de la vacuole nucléaire creusée dans le cytoplasme, comme tout autre espèce de vacuole ; cette membrane n'appartient donc pas en propre au noyau et elle ne peut prouver par sa présence ou son absence, pour ou contre la nature nucléaire des for-

mations que renferme la vacuole. Quant à la forme générale, c'est un caractère insignifiant, puisque des macronucléi, d'origine et de nature nucléaires indiscutables, peuvent être confondus parfois avec de quelconques traînées chromidiales.

J'ai dit plus haut combien grande est la ressemblance entre l'élément chromatique des macronucléi d'infusoires acinètes en division et celui de l'espèce C. Ce point est acquis, et nous trouvons là un argument sérieux pour accorder à l'élément chromatique de l'algue C une véritable nature nucléaire. Mais il est peut-être possible de le mettre sur le même plan que celui du micronucléus des paramécies.

Ceci ne peut être refusé si l'on évoque la troisième division précopulatoire de *P. caudatum*, à qui tous les auteurs reconnaissent la valeur d'une division transversale ; elle se fait sur un micronucléus en fuseau, très spécial, dont la structure ne diffère pas (fig. XLI), ainsi que je l'ai fait remarquer plus haut, de celle d'un macronucléus de *Stentor* ou d'acinète, sur le point de se partager. A cause de cela même, la troisième division, bien loin d'être une forme de la mitose, même primitive, est simplement une sorte d'amitose fibrillaire, tout comme la division du macronucléus des Acinètes, d'après B. Collin (**1912**). Eh bien ! reprenant mes préparations de cette troisième division chez *P. caudatum* et faisant la comparaison avec les formations nucléaires de l'espèce C, on ne trouve pas de réelle différence morphologique entre les traînées granuleuses du micronucléus et celles du noyau de l'algue bleue.

D'un côté comme de l'autre, le partage se fait par coupure transverse des rangées de granules, ceux-ci étant simplement juxtaposés ou bien soudés sur des parcours plus ou moins longs.

D'autre part, comme j'ai montré que les deux premières divisions de *P. caudatum* ne diffèrent pas essentiellement de la troisième, on peut dire, en fin de compte, qu'il y a fort peu de différence entre l'appareil nucléaire de l'espèce C et le micronucléus *en division* de *P. caudatum*.

Du micronucléus des paramécies, on passe facilement au noyau des euglènes. Si l'on se rappelle en particulier le noyau en division des euglènes du type *E. deses*, et si l'on compare les figures 36-39 de ma planche III, avec les figures 40, 43, 48-50 de la planche suivante, puis, avec les figures 10, 62, 63 de Guilliermond, on conviendra d'accorder aussi au spirème pelotonné de la plupart des cyanophycées la même valeur qu'au peloton filamenteux des euglènes.

Chapitre XI

CONCLUSION

Il m'a paru inutile de rapporter en cette fin du mémoire les conclusions partielles des chapitres qui le composent.

J'ai préféré consacrer ces dernières pages à des considérations plus générales auxquelles j'ai été amené par la nature de mes observations.

Une opinion très répandue et devenue classique est que le micronucléus des paramécies se divise selon une véritable division indirecte.

Or, il a été démontré plus haut que cela n'est même pas vrai pour les deux premières divisions de conjugaison, lesquelles ne méritent à aucun titre d'être appelées des mitoses. Quant à la troisième division, elle est une sorte d'amitose et l'on n'y voit nulle fibre achromatique ; sa simplicité surprend même après la complication relative des deux précédentes. Cela avait déjà frappé Calkins et Cull (1907) qui lui reconnaissent aussi ce caractère : « *Itis perhaps a misnomer to call the division figure of the third division a spindle, and we would probably come nearer the truth if we described this as direct division of the nucleus instead of mitosis* ».

Mais au fond, aux fibres achromatiques près, elle ne diffère pas des deux premières divisions et elle ne peut pas leur être opposée ; car, toutes trois comportent la coupure en travers d'un spirème pelotonné. Cependant, nulle part ailleurs, chez les paramécies, le partage du noyau ne se présente d'une façon aussi simple que dans cette troisième division. Et nous n'avons trouvé un pareil degré de simplicité que dans la division du noyau des euglènes du type B. Ici encore, nous ne sommes pas très éloignés de l'amitose, j'entends l'amitose fibrillaire telle qu'elle a été décrite par B. Collin (1912) pour le macronucléus des Acinètes.

Voilà donc des formes très inférieures (qui nous paraissent du moins telles) de la division nucléaire qui remplissent pourtant le même rôle que la forme la plus élevée de cette division, c'est-à-dire la mitose proprement dite. Si on les rapproche de celle-ci, il est intéressant de remarquer qu'elles ne lui sont pas entièrement différentes, mais qu'elles correspondent au contraire à une grande partie de son processus. En effet, imaginons que, dans une mitose, la seconde partie de la prophase (raccourcissement de anses spirémateuses, disparition de ce qu'on appelle la membrane un-

cléaire) et la métaphase (plaque équatoriale formée d'anses trapues) n'aient pas lieu et l'on obtiendra une forme de division nucléaire assez voisine de celles des Paramécies et de *Spirogyra crassa*. L'étranglement du noyau se ferait au moment où les anses chromosomiques seront encore à l'état filamenteux; leurs branches étirées finiraient par se rompre, et il n'y aurait pas de symétrie, au moins apparente, entre les moitiés transversales des éléments chromatiques. Une telle division n'arrive pas chez les métazoaires, car il ne paraît pas y avoir de forme intermédiaire, dans les processus normaux, entre l'amitose afanimère et la mitose vraie. Cependant, une exception doit être faite pour la division des hématies embryonnaires des Batraciens où, fait curieux, P. Della Valle (**1911**) a décrit un mode de division tout à fait identique au mode hypothétique que je viens d'imaginer.

Par un tel rapprochement, on arrive donc à superposer la division nucléaire du type paramécie et *S. crassa*, à celle d'un noyau de métazoaires, sur un assez grand nombre de stades. Mais la superposition n'en est pas moins fragmentaire ; faut-il pour cela considérer les formes de la division chez ces êtres inférieurs comme incapables de faire, aussi bien que la mitose, deux parts égales de la substance chromatique du noyau?

Une tendance assez naturelle est, en comparant la mitose avec les autres formes de la division du noyau, de voir dans la mitose un perfectionnement de ces autres formes. On indique ainsi que la mitose dérive phylogénétiquement de l'amitose par l'intermédiaire de formes encore très simples, mais de plus en plus compliquées, rencontrées chez les thallophytes et les protistes.

Je pense au contraire que la division du noyau des unicellulaires et la division indirecte ne sont nullement en continuité génétique. Ces divisions des Inférieurs ne présentent en général pas le luxe d'accessoires de la mitose : chromosomes individualisés, fuseau, asters, centrosomes ; elles nous paraissent plus simples, tandis que la mitose semble compliquée. Mais, c'est une idée trop rudimentaire que d'invoquer leur imperfection et d'admettre qu'elles sont seulement des étapes, des essais, des tâtonnements vers un mieux réalisé dans la mitose, laquelle constituerait un progrès considérable.

Le récit d'une mitose exige, certes, une description assez longue et assez précise, plus longue et plus précise que la description d'une de ces formes en question. Mais du moment que la mitose proprement dite ne conduit pas à un résultat différent de celui des formes à peloton continu

et à division transversale (*Paramecium*, *Spirogyra crassa*), il est bien difficile de lui conférer une dignité supérieure. Or, comment dire que le partage du micronucléus des paramécies, pris comme exemple, ne se fait pas avec autant d'exactitude que celui du noyau d'ascaris ou de Salamandre, ce serait avoir une foi invincible dans les mérites du clivage longitudinal que de penser le contraire.

En réalité, tous les modes de division (en laissant pourtant de côté, provisoirement, l'amitose afanimère), envisagés au point de vue du résultat, se valent; pour le biologiste, ils sont à mettre à un plan égal. Quant au partage de la chromatine, sous quelque forme qu'elle se montre, ce n'est pas le but de la division, mais l'une seulement de ses conséquences.

En tous cas, la complication, la mise en scène de la mitose proprement dite ne doit pas être prise pour une garantie de précision. Il est même des cas bien démontrés où l'appareil mitotique paraît indifférent à l'exactitude du partage de la chromatine. Ne voyons-nous pas, en effet, dans le cas des noyaux à hétérochromosome, des quantités manifestement inégales de chromatine gagner les pôles de la division hétérotypique? Chez *Anasa tristis*, en particulier, Foot et Strobell (**1907**) montrent que l'hétérochromosome se divise en long à la première mitose de maturation ; tandis qu'à la seconde, tantôt il se divise, tantôt il ne se divise pas. Dans ce dernier cas, il passe en entier d'un côté ou de l'autre du plan équatorial et l'anaphase est dissymétrique. Pourtant, quelle que soit la décision, l'appareil achromatique est toujours aussi précis, aussi bien monté, dans un cas que dans l'autre.

D'autre part, si les faits apportés par P. Della Valle (**1909**), concernant le nombre des chromosomes chez la Salamandre, sont exacts ; si, d'un noyau constitué par 24 chromosomes peuvent sortir, à la prophase, 23 ou 25 chromosomes, qu'importe la division longitudinale et sa légendaire exactitude ; elle est incapable, à elle seule, de donner des noyaux égaux, puisqu'un élément de variation intervient à l'état quiescent. Cela compense largement le prétendu manque de précision des modes de division moins compliqués.

Pendant fort longtemps, l'esprit étant soumis à des idées théoriques et à des conceptions à priori séduisantes, on a, non seulement séparé, mais opposé les divisions transversale et longitudinale. La longitudinale était considérée comme équationnelle et multiplicatrice, la transversale comme réductrice et différenciatrice. Comme on attribuait à la substance chromatique des vertus spéciales, en particulier celle de supporter l'hé-

rédité, on pensait qu'une division en long ou en travers étaient des modes extrêmement différents en rapport avec des manifestations très différentes de la chromatine.

Or, depuis, on a montré que la division transversale n'existe guère chez les Métazoaires, qu'on ne la rencontrait pas en tous cas lors des mitoses de maturation; et voici, par contre, qu'on la trouve constamment chez les infusoires, et probablement même chez tous les protistes et protophytes. Que conclure, sinon que le mode de la division des éléments chromatiques, qu'il se fasse en long ou en travers, est absolument indifférent; c'est, en tous cas, un phénomène très secondaire. Remarqué, analysé en détail par l'histologiste, il présente beaucoup moins d'intérêt au biologiste, attiré plutôt par le principe général de la division que par sa morphologie.

D'autre part, le fait que la réduction, ou méiose, est obtenue chez les infusoires ciliés autrement que chez les métazoaires est un fait très important. Cela prouve au moins que le schéma hétéro-homéotypique n'a pas une valeur générale ; il ne serait valable que là où la substance chromatique du noyau revêt la forme de chromosomes vrais et où la division longitudinale existe. Dans tout un vaste domaine comprenant, non seulement les Protozoaires, mais encore probablement les protophytes, la division ordinaire est transversale, et le schéma hétéro-homéotypique ne peut y trouver application, parce qu'il comporte l'accolement en long et la division longitudinale.

Mais cela prouve encore que le mode selon lequel s'opère la réduction devient alors peu important et presque négligeable, et l'on ferait bien de ne pas accorder une trop grande confiance à la spécificité des mécanismes mitotiques qui accompagnent la réduction chez les êtres les plus élevés. La méiose pourrait sans doute être obtenue sans eux, et la solution du problème de la réduction n'est pas dans l'étude de leurs détails.

Une telle façon d'envisager la question de la maturation n'est pas encourageante pour le morphologiste; mais, on y est conduit naturellement par l'étude des divisions qui précèdent la conjugaison chez les infusoires. Nulle part, comme ici, on n'est invité à faire la séparation entre la méiose, phénomène essentiel dont les racines sont probablement très profondes, et la morphologie des divisions nucléaires qui en accusent tardivement la manifestation.

L'étude des divisions du noyau des êtres inférieurs conduit encore à considérer définitivement le fuseau, les fibres achromatiques, les asters, les centrosomes comme des formations tout à fait contingentes ; pré-

sentes dans un cas, elles peuvent manquer complètement dans un autre. La biologie future précisera les conditions physico-chimiques auxquelles se rattache la production dans un cas, la non-production dans un autre, de toutes ces figurations accessoires de la division du noyau. Il semble bien, dès à présent, qu'elles représentent un système plus ou moins liquide très instable, animé de courants actifs qui résultent de puissants phénomènes d'osmose et d'imbibition dont la cellule en division est le siège.

Ce système fluide pourrait-il être homologué au suc nucléaire d'un micronucléus de paramécie en division? On sait que, chez les infusoires, la division du noyau se fait sans que ce dernier perde sa limitation visible par rapport au cytoplasme (membrane nucléaire). C'est là une différence importante avec la mitose ordinaire, qui comporte le mélange du suc nucléaire avec le cytoplasme. Mais la chose serait possible si l'on admettait que les sphères, les asters, le fuseau composent un ensemble fluide, isolé, à un certain degré, dans le cytoplasme.

Ce serait plus facile encore si l'on savait que les chromosomes ne sont jamais nus dans le cytoplasme, mais qu'ils baignent dans un fluide en relation directe constante avec ce système achromatique général.

Le fait que, chez certains infusoires, le micronucleus peut présenter des centrosomes, à son intérieur, en se divisant, ne va pas à l'encontre d'une telle proposition, bien au contraire.

Quoi qu'il en soit, les deux vrais éléments essentiels du noyau, ceux qu'on retrouve toujours sous tous les modes de division, sont l'élément chromatique et le suc nucléaire. Chez la plupart des êtres, l'élément chromatique peut se résoudre en chromosomes proprement dits ; il serait infiniment intéressant de connaître la série d'actions qui déterminent la présentation de la chromatine sous cette forme. Mais n'oublions pas qu'il en existe d'autres. En tous cas, chez les paramécies, l'élément chromatique ne se présente pas sous la forme de chromosomes, mais d'un peloton filamenteux, comme chez les euglènes, comme chez *Spirogyra crassa*, et beaucoup de cyanophycées. Une telle formation est également bien singulière en soi, car sa longueur peut être considérable. Et on se demande quelles raisons profondes déterminent sa morphogenèse et assurent le raccord de ses nombreuses boucles à la suite de chaque anaphase ; bref, quel est le déterminisme de toute cette filamentation.

Juin 1914.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1911. Alexeieff (A.). Notes sur les Flagellés, I et II. (*Arch. Zool. exp.* 5e série, VI.)

1911. — Haplomitose chez les Eugléniens et dans d'autres groupes de Protozoaires. (*C. R. Soc. biol. Paris.* LXXI.)

1908. Awerinzew. (S.). Uber ein parasitisches Infusor aus dem Darme von *Ophelia limacina* Rathke. (*Zeitschr. wiss. Z.* LXXXX.)

1894. Blochmann. Uber die Kerntheilung bei *Euglena.* (*Biol. Centrablast.* Bd. XIV.)

1910. Borgert. Die Mitose bei marinen Ceratium-Arten. (*Zool. Anz.* XXXV.)

1887. Bütschli. Protozoa. (*in* Bronn's *Klassen und Ordnungen des Thierreichs.* Bd. I et III.)

1907. Calkins et Cull. The conjugation of Paramecium aurelia (caudatum). (*Archiv. f. Protistenkunde.* Bd. 10.)

1913. Caullery (M.). Les Problèmes de la Sexualité. (*Bibliothèque de Philosophie scientifique, Flammarion. Paris.*)

1903. Caullery et Mesnil. Sur la structure nucléaire d'un infusoire parasite des Actinies. (*C. R. Soc. Biologie.*)

1910. Cépède (C.). Recherches sur les Infusoires Astomes. (*Archives de Zool. exp. et gén.* 5e série. T. III.)

1911. Champy. Recherches sur l'absorption intestinale et le rôle des mitochondries dans l'absorption et la sécrétion. (*Arch. anat. micr.* 13.)

1910. Chatton (E.). Essai sur la structure du noyau et la mitose chez les Amæbiens. Faits et théories. (*Arch. Zool. exp.* 5.)

1909. B. Collin. La conjugaison d'*Anoplophrya Branchiarum* (*Stein.*). (*Arch. Zool. exp.* 5e série, I.)

1911. — Notes complémentaires sur la conjugaison des infusoires astomes. I. *Anoplophrya Brasili.* L et D. (*Notes et Revue. Arch. Zool. exp.* T. 8.)

1912. — Étude monographique sur les Acinétiens, II. (*Arch. Zool. exp.* T. 51.)

1900. Dangeard. Recherches sur les Eugléniens. (*Le Botaniste*, série VIII.)

1911. — Sur la conjugaison des Infusoires ciliés. (*C. R. Ac. Sc. Paris.*)

1911. Dehorne (A.). La non-copulation du noyau échangé et du noyau stationnaire et la disparition de ce dernier dans la conjugaison de *Paramecium caudatum.* (*C. R. Ac. Sc. Paris.*)

1911. — La permutation nucléaire dans la conjugaison de *Colpidium colpoda.* (*C. R. Ac. Sc. Paris.*)

1896. Delage et Hérouard. Traité de Zoologie concrète. Tome I. La cellule et les Protozoaires, Paris.

1911. Della Valle (P.). La continuita delle forme di divisione nucleare ed il valore morfologico dei cromosomi. Studii sui globuli sanguigni delle larve di *Salamandra maculosa.* (*Arch. zoologico Napoli.* 5.)

1912. — La morfologia della cromatina dal punto di vista fisico. (*Arch. zoologico. Napoli.* 6.)

1909. Dobell Clifford. Chromidia and the binuclearity Hypotheses : a review and a criticism. (*Quart. J. of. micr. Sc.* 53.)

1909. Doflein. Lehrbuch der Protozoenkunde. Iena.
1905. Fauré-Frémiet (E.). Sur la structure du macronucléus chez les Vorticellidæ, (*C. R. Soc. biol.* IV.)
1910. — Étude physico-chimique sur la structure de noyaux du type granuleux. (*C. R. Ac. Sc.* CL.)
1910. — Étude sur les mitochondries des Protozoaires et des cellules sexuelles. (*Arch. d'Anat. micr.* XI.)
1910. — Appareil nucléaire, chromidies, mitochondries. (*Archiv. f. Protist.* XXI.)
1912. — Études cytologiques sur quelques infusoires des marais salants du Croisic. (*Arch. d'Anat. micr.* XIII.)
1905. Fischer (A.). Die Zelle der Cyanophyceen. Botan. Zeit. I.
1907. — Untersuchungen über den Bau der Cyanophyceen und Bakterien. Iena.
1906. Guilliermond (A.). Contribution à l'étude cytologique des Cyanophycées. (*Revue gén. Bot.* 18.)
1912. — Recherches sur le mode de formation de l'amidon et sur les plastes des végétaux (leuco-chloro et chromoplastes). Contribution à l'étude des mitochondries chez les Végétaux. (*Arch. Anat. micr.* 14.)
1904. Hamburger (Cl.). Die Conjugation von *Paramecium bursaria* Focke. (*Arch. f. Protist.* 4.)
1907. Hartmann und Prowazek. Blepharoplast, caryosom und centrosom. Ein Beitrag zur Lehre von der Doppelkernigkeit der Zelle. (*Arch. f. Prot.* X.)
1896. Henneguy. Leçons sur la Cellule, Paris.
1889. Hertwig (R.). Uber die Conjugation der Infusorien. (*Abh. Kgl. bayr. Akad. d. Wiss.* II.)
1899. Hoyer. Uber das Verhalten der Kerne bei der conjugation des Infusors *Colpidium colpoda.* (*Archiv. f. mikr. Anat.* LIV.)
1910. Kasanzeff (W.). Zur Kenntnis von *Loxodes rostrum.* (*Arch. f. Protist.* XX.)
1895. Keuten. Die Kerntheilung von *Euglena viridis.* (*Zeitsch. f. wiss. Zool.* Bd. 60.)
1910. Khainsky. Physiologische Untersuchungen über *Paramecium caudatum.* (*Biol. centr.* XXX.)
1898. Kudelski. Note sur la métamorphose partielle des noyaux chez les Paramecium. (*Bibliog. Anat.* VI.)
1889. Maupas. Le rajeunissement caryogamique chez les Ciliés. (*Arch. Zool. exp. et gén.* (216.)
1912. Merriman (L.). Nuclear division in Spirogyra crassa. (*Bot. Gaz.* LVI. N° 4.)
1913. Metalnikow. Contribution à l'étude de la digestion intracellulaire chez les Protozoaires. (*Arch. Zool, exp.* 5e série. 9).
1903. Mitrophanow (P.). Nouvelles recherches sur l'appareil nucléaire des Paramécies. (*Archiv. zool. exp.* 4. T. 1.)
1908. Popoff (M.). Die Gametenbildung und die conjugation von *Carchesium polypinum.* (*Zeitschr. wiss. Zool.* LXXXIX.)
1906. Prandtl. Konjugation von *Didinium nasutum.* (*Arch. f. Protist.* VII.)
1910. Prowazek. Giftwirkung und Protozoenplasma. (*Arch. f. Protist.* XVIII.)
1910. Stevens (N. M.). The chromosomes and Conjugation in *Boveria subcylindrica, var. concharum.* (*Arch. f. Protist.* XX.)

EXPLICATION DES PLANCHES

Lettres communes aux figures des Planches.

b. chr. = balles chromatiques, provenant de la destruction de l'ancien macronucléus.
chlor. = chloroleucites.
chond. = chondriocontes.
cut. = cuticule.
cy. = cyanophycinkörper.
éch. = échancrure antérienre.
ect. = ectoplasme.
end. = endoplasme.
fib. = fibres achromatiques.
j. ma. = jeune macronucléus.
ma. = macronucléus.
mb. Ma. = membrane du macronucléus.
mb. n. = membrane nucléaire persistant pendant la division
mb. str. = membrane striée.
mit. = mitochondries.
n. st. = noyau stationnaire ou ♀.
nucl. = nucléole condensé ou allongé.
pel. chr. = peloton chromatique.
psd. sp. = pseudo-spirème.
trich. = trichocystes.
vac. = vacuoles de l'endoplasme.
v p. = vacuole principale.

PLANCHE I

Appareil nucléaire de Paramecium caudatum.

FIG. 1. — Fragment de coupe longitudinale d'un ex-conjugué. Cils vibratiles, trichocystes, ectoplasme, structure fine de l'endoplasme, vacuoles avec encroûtement périphérique. Cinq balles chromatiques provenant de la destruction du micronucléus : dans tous les points de leur contour le cytoplasme est en contact immédiat avec leur substance. Trois futurs macronucléi avec un spirème épais (× 1400).

FIG. 2. — Fragment d'un conjugué au stade de la troisième division qui précède la copulation. Structure granuleuse du cytoplasme. Pôle ♀ du boyau copulateur avec le peloton filamenteux qui va donner le noyau stationnaire (× 2500).

FIG. 3. — Fragment de macronucléus au stade de la disparition du pseudospirème. Suc nucléaire en rose, chromatine en noir ; la membrane est décollée en deux endroits (× 1400).

FIG. 4. — Fragment de macronucleus au stade du pseudospirème (× 1400).

FIG. 5. — Fragment de cytoplasme montrant la structure réticulo-alvéolaire ; nombreuses vacuoles. Un fragment d'un macronucléus montrant un cas remarquable de séparation du suc nucléaire d'avec la chromatine (× 1400).

FIG. 6. — Un des deux micronucléi provenant de la première division précopulatoire. Membrane nucléaire ; disposition du filament chromatique sous la forme d'un peloton continu pourvu de très nombreuses boucles ; présence de fibrilles aux deux régions polaires du micronucléus. Grande ressemblance de ce stade avec celui de la plaque nucléaire (× 2500).

PLANCHE II

Macronucleus de Paramecium caudatum.

Pour l'explication détaillée des figures de cette planche, voir le texte, chapitre V).

FIG. 7. Structure fine d'un macronucléus formé de microsomes relativement volumineux disposés en séries linéaires (× 2500).

FIG. 8. Microsomes petits en séries linéaires et formations volumineuses hélicoïdes (× 2500).

FIG. 9. Autre type de structure filo-granuleuse (× 2500).

FIG. 10. Gros blocs de chromatine et très petits microsomes (× 800).

Fig. 11. Structure filo-granuleuse typique (× 2500).

FIG. 11. Structure filo-granuleuse typique (× 2500).

FIG. 12. Même structure que précédemment, mais sous une autre coloration (× 2500).

FIG. 13. Pseudo-gemini et petits microsomes (× 1400).

FIG. 14. Formations de Kudelski (cristalloïdes considérés naguère par HOPKINE comme étant des bactéries parasites intranucléaires ; quelques sections transversales (× 2500).

FIG. 15. *id.* plus coloré (× 2500).

PLANCHE III

Noyau des Euglènes.

FIG. 16. Nucléole et peloton spirémateux d'un noyau encore au repos (× 2500).

FIG. 17. Autre vue du même noyau ; en superposant la figure 16 à celle-ci, on obtient l'image totale de l'élément chromatique filamenteux (× 2500).

FIG. 18. Noyau au repos montrant la continuité du peloton chromatique et ses nombreuses boucles (chromosspires) (× 2500).

FIG. 19. Noyau vu dans une coupe très fine (Flemming-Heidenhain) ; le filament se résout en granules (× 1600).

FIG. 20. Coupe optique d'un noyau en forme de rosette, au niveau du nucléole ; quelques parties du peloton sont homogènes, les autres sont moniliformes (× 2500).

FIG. 21. Cytoplasme et noyau en rosette d'un Euglène (Flemming-Heidenhain (× 1600).

FIG. 22. Division du noyau à la fin de la prophase. L'axe nucléolaire est entaillé à l'une de ses extrémités, le spirème est découpé en des sortes de chromosomes qui présentent l'indice d'un clivage longitudinal (× 2500).

FIG. 23. Division du noyau, à la prophase. La membrane nucléaire a persisté — fait exceptionnel — ; axe nucléolaire, peloton grêle avec boucles plus ou moins fermées (× 1600).

FIG. 24. Prophase. Filament pelotonné très visible ; beaucoup de boucles dirigées normalement à la direction de l'axe nucléolaire, quelques-unes se disposent déjà parallèlement (× 1600).

FIG. 25. Prophase. Bel exemple de la continuité du spirème ; boucles bien visibles (× 2500).

FIG. 26. Fin de prophase. Axe nucléolaire volumineux ; boucles aiguës et à tous les niveaux (× 2500).

FIG. 27. Début de l'anaphase. Axe nucléolaire aminci et près de se rompre. Le peloton s'est considérablement allongé et devenu très grêle, moniliforme. Véritable amitose fibrillaire (× 2500).

FIG. 28. Anaphase ; coupure transversale du peloton étiré (× 2500).

FIG. 29. Anaphase plus avancée, dans une autre espèce. Boucles aux pôles, extrémités libres vers le plan équatorial (× 2500).

FIG. 30. Élément chromatique d'un noyau-fils, immédiatement après l'anaphase. Boucles et terminaisons libres comme précédemment (× 1600).

FIG. 31. Noyau-fils avant le partage du cytoplasme ; le peloton filamenteux est déjà reconstitué (× 2500).

FIG. 32. Section transversale d'un Euglène montrant le cytoplasme avec ses vacuoles et son chondriome, le noyau au début de la prophase avec un fragment du nucléole en train de s'allonger et avec le peloton clivé dans toute sa longueur (× 2500)

FIG. 33. Noyau au repos d'une espèce du type *E. deses* (× 2500).

FIG. 34. Autre noyau au repos dans la même espèce (× 2500).

FIG. 35. Noyau au repos à forme entaillée d'une espèce du type *E. viridis* ; structure pseudo-granuleuse (1600).

FIG. 36. Prophase dans un noyau du type *E. deses*. Peloton très dense, boucles aux extrémités (× 1400).

FIG. 37. Prophase avancée du même type que précédemment ; peloton continu avec boucles, structure du cytoplasme, vacuole antérieure et son canal (× 1400).

FIG. 38. Prophase avancée dans une autre espèce du type *E. deses* ; boucles, formations nucléolaires (?) aux pôles (× 2500).

FIG. 39. Début de l'anaphase du type *E. deses* (× 1400).

PLANCHE IV

Appareil nucléaire des Cyanophycées.

(Toutes les figures proviennent de préparations colorées à l'hématoxyline ferrique, avec ou sans éosine.)

FIG. 40. Coupe longitudinale dans l'extrémité d'un trichome de l'espèce C (non déterminée). Fixation au sublimé-acétique. Les noyaux sont sur le point de se diviser (× 2500).

FIG. 41. Coupe longitudinale dans le trichome de la même espèce C. Fixation au Flemming. Granules dans la zone corticale (× 2500).

FIG. 42. Deux sections transversales de l'espèce C. Flemming. Granules dans la zone corticale. En *a*, on croit voir le passage des grains nucléaires aux granules corticaux (× 2500).

FIG. 43. Coupe longitudinale de la même espèce, fixation au sublimé acétique. Peu de temps après la division ; remarquer la disposition en spirème moniliforme de l'élément chromatique (× 2500).

FIG. 44. Sections transversales de l'espèce A (non déterminée) ; trois aspects de l'élément nucléaire. Fixation au Flemming (× 2500).

FIG. 45. Section longitudinale de la même espèce A, à trichomes moins volumineux. Plusieurs stades de la division. Fixation au sublimé acétique (× 2500).

FIG. 46. Autres aspects du noyau de l'espèce A ; une section oblique ; une section transversale, normale au grand axe ; une section longitudinale. Celle-ci montre les éléments nucléaires peu de temps avant la division. Fixation au Flemming (× 2500).

FIG. 47. Section longitudinale d'un trichome de l'espèce A, montrant l'achèvement de la division de deux cellules Fixation au Flemming (× 2500).

FIG. 48. Coupe longitudinale dans un trichome de l'espèce B (probablement *Calothrix pulvinata*). Les deux cellules du haut de la figure proviennent d'une division récente, les deux suivantes sont en division. Fixation au sublimé acétique (× 2000).

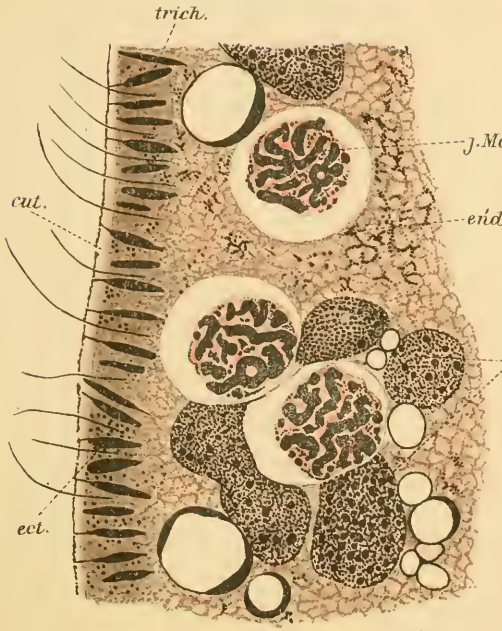
FIG. 49. Section longitudinale dans trois éléments de l'espèce B. Structure spiralée de l'élément chromatique. Fixation comme précédemment. (× 2500).

FIG. 50. Quatre sections transversales de l'espèce B montrant différents aspects du peloton nucléaire ; sublimé acétique (× 2500).

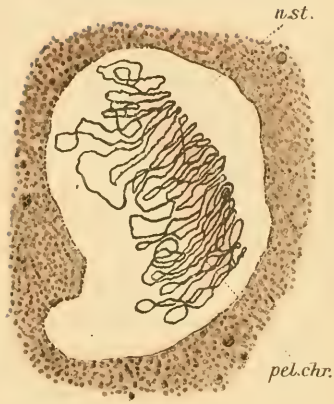
Les planches I à IV

appartenant à ce mémoire

seront fournies ultérieurement aux abonnés.



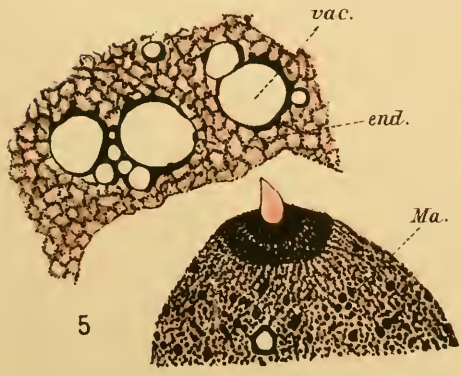
1



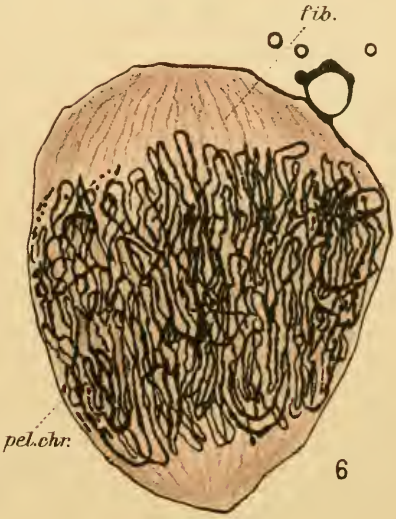
2

3

4



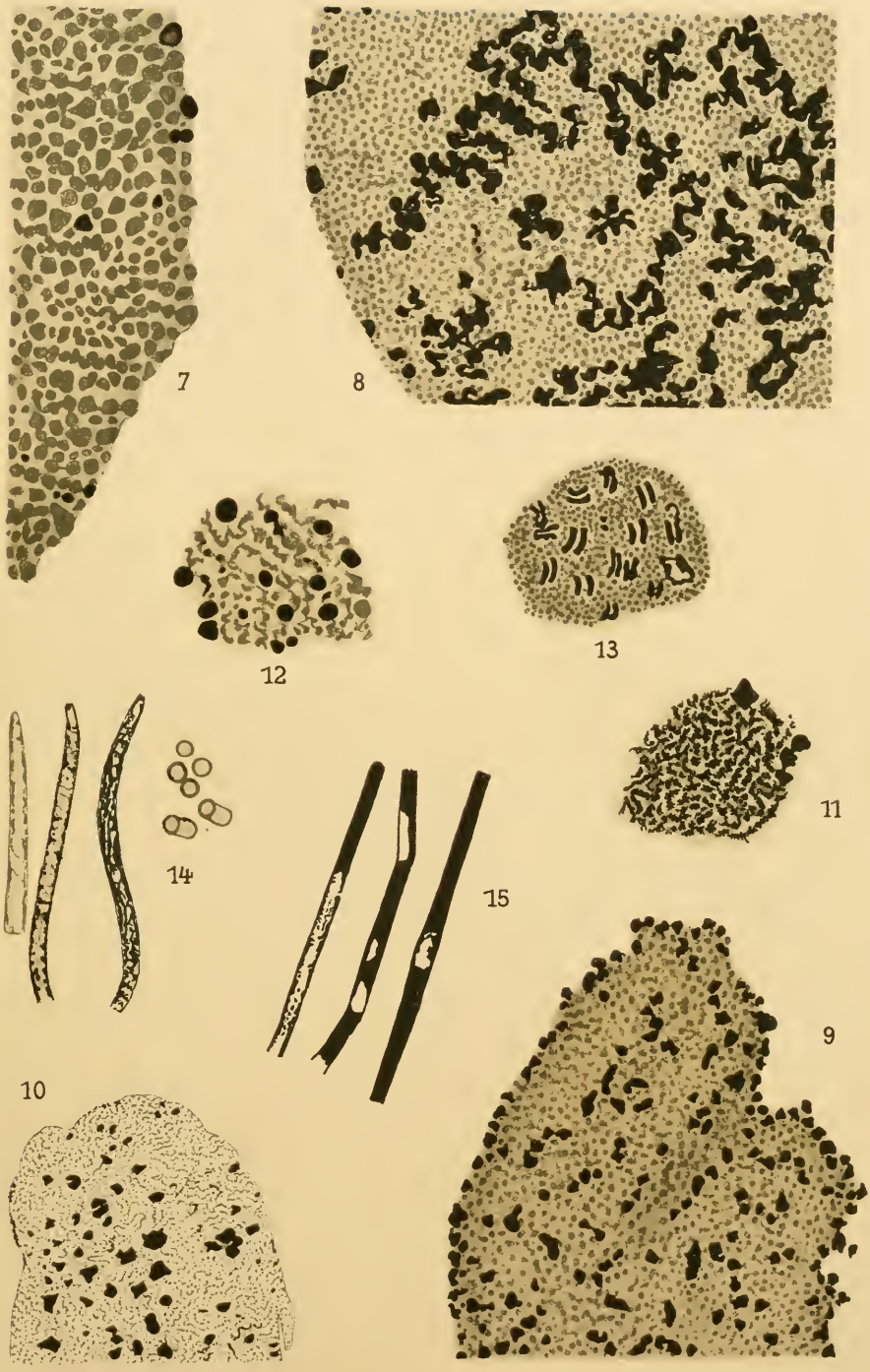
5



6

A. Dehorne del. Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

PARAMECIUM CAUDATUM



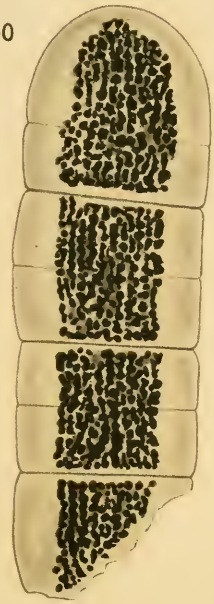
A. Dehorne del. Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig

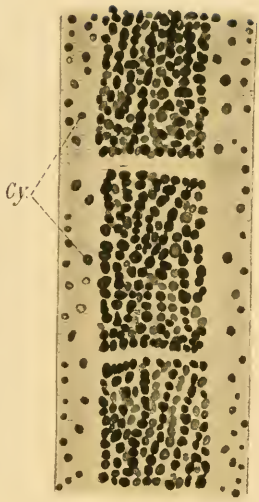
PARAMECIUM CAUDATUM

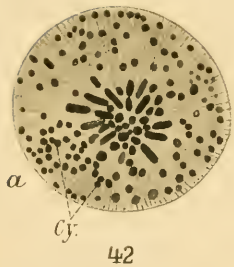
A. Dehorne del.

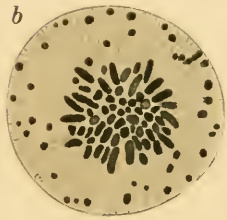
EUGLENES

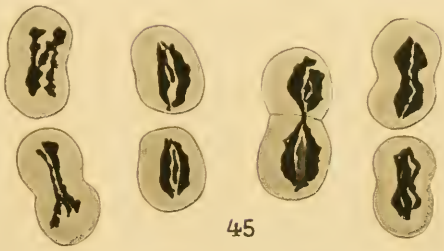
Lith. Anst. v. E. A. Funke. Leipzig

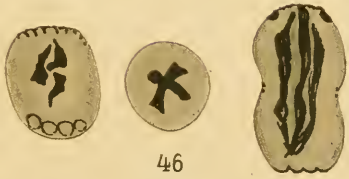


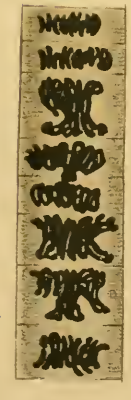


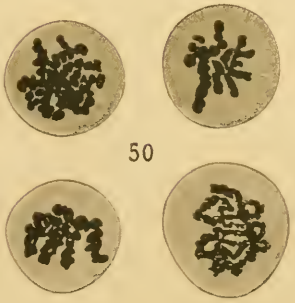












A. Dehorne del.

CYANOPHYCÉES.

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig

ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE
Tome 60, p. 177 à 219, pl. V et VI.
30 Juin 1920

BIOSPEOLOGICA

XLIII[1]

TURBELLARIÉS ET HIRUDINÉES

(PREMIÈRE SÉRIE)

PAR

P. DE BEAUCHAMP

Chargé de Cours à la Faculté des Sciences de Dijon.

TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION.
1° Coup d'œil sur les Planaires obscuricoles connues jusqu'à ce jour 177
2° Remarques sur la systématique des Triclades Paludicoles 185
3° Quelques indications techniques 188
Turbellariés Triclades.
Genre PLANARIA O. F. Müller 190
Pl. Brementi de B. (p. 191). — *Pl. gonocephala* Ant. Dugès (p. 194). — *Pl.* sp. (p. 195).
Genre DENDROCŒLIDES de Beauchamp 195
D. Regnardi de B. (p. 197). — *D. Collini* de B. (p. 200).
Genre DENDROCŒLUM Œrsted. — *D. lacteum* (Müller) (p. 204). — *D. tubuliferum* de B. (p. 205).
Genre POLYCELIS Ehrenberg. — *P. felina* (Dalyell) 210
Triclades complètement indéterminables 211
Turbellariés Rhabdocœles.
Dalyelliidé indéterminé 212
Hirudinées Arhynchobdelles.
Remarques générales 212
Genre *Herpobdella* de Blainville. — *H. octoculata* (L.) (p. 214). — *H. testacea* (Sav.) (p. 215).
Index bibliographique 215
Liste des numéros de matériel 218
Index alphabétique des espèces 218
Explication des planches 218

INTRODUCTION

Bien que les matériaux dont MM. JEANNEL et RACOVITZA m'ont confié l'étude soient en petit nombre par rapport à ceux que fournissent, par exemple, divers groupes d'Arthropodes cavernicoles, ils m'ont donné,

1. Voir pour BIOSPEOLOGICA I à XLII ces ARCHIVES, tomes VI, VII, VIII et IX de la 4e série, tomes I, II IV, V, VI, VII, VII, IX et X de la 5e série et tomes 52, 53, 54, 55, 56, 57, 58 et 59.

du moins en ce qui concerne les Triclades, des résultats plus intéressants qu'on ne l'aurait attendu à priori, d'autant plus que l'intérêt des collecteurs n'avait pas été attiré dès le début sur ces animaux et que les premiers récoltés avaient été l'objet d'une fixation insuffisante. J'ai pu, en effet, y mettre en évidence, en plus de quelques formes banales ou indéterminables, quatre espèces nouvelles (voir DE BEAUCHAMP **1919**), toutes aveugles et vraisemblablement propres aux eaux souterraines, nombre énorme relativement à celui des espèces similaires déjà décrites (dont je n'ai retrouvé aucune), et par rapport au nombre total de Triclades Paludicoles connus en Europe. Et ce n'est pas tout ce que nous réserve l'étude du milieu hypogé : mon excellent ami le professeur L. MERCIER m'a communiqué un individu d'une Planaire aveugle recueillie dans une source de Meurthe-et-Moselle, dont nous devons entreprendre ensemble l'étude quand nous aurons pu nous procurer un matériel plus abondant, et qui représente certainement une espèce toute différente des précédentes.

Il y a donc lieu de penser qu'à l'inverse des formes épigées indigènes qui ont toutes une vaste répartition, ces Planaires sont comme beaucoup de cavernicoles localisées dans des massifs déterminés et qu'une exploration approfondie, en fournissant un grand nombre, pourra conduire à des résultats phylogéniques importants. Pour bien faire saisir la portée de ces considérations, je commencerai par un relevé des espèces obscuricoles décrites jusqu'à ce jour, en y comprenant à la fois toutes les formes signalées comme aveugles et toutes les espèces indiquées comme fréquentant les eaux souterraines. Ce chapitre manque au traité de VON GRAFF (**1912-1917**), d'ailleurs inappréciable comme résumé de nos connaissances actuelles sur les Triclades [1] et auquel je renvoie une fois pour toutes, pour toutes les références non inscrites à l'index bibliographique (les relevés de la littérature ancienne ont paru en **1904-08** avec les Acœles et Rhabdocœles). Avant de passer aux formes étudiées par moi j'y ajouterai des remarques sur les caractères utilisables dans la systématique des Planaires, et quelques conseils de technique. Je m'excuse, bien entendu, des lacunes bibliographiques dues aux circonstances : il m'a été impossible de me procurer la plupart des travaux parus pendant la guerre ou d'en avoir seulement connaissance, et même pour certains ouvrages antérieurs elle m'a ôté les moyens de me les procurer.

1. J'exprime ici ma reconnaissance à MM. les professeurs BATAILLON et TOPSENT qui m'ont communiqué quelques fascicules récents de cet ouvrage appartenant à l'Institut Zoologique de l'Université de Strasbourg.

1. — Coup d'œil sur les Planaires obscuricoles connues jusqu'à ce jour

L'absence totale d'yeux est un caractère rare dans l'ensemble des Triclades, et s'observant dans des espèces sans rapports immédiats les unes avec les autres, ce qui porterait à croire qu'il est lié au genre de vie. Pourtant la première espèce dont nous ayons à tenir compte, la *Planaria cæca* de Dugès (1830) a été rencontrée par lui dans un ruisseau ordinaire des environs de Montpellier, à un seul exemplaire d'ailleurs, et Vejdovsky (1883) qui seul l'a retrouvée, ou a cru la retrouver, la signale également dans une rivière de Bohême. Entre temps Stimpson (1858), avait créé pour elle un genre *Anocelis* dont elle reste l'unique représentant car il serait déplorable d'y réunir, comme l'ont voulu certains auteurs, toutes les formes aveugles. Du reste, la description primitive, fondée sur la forme élargie de la tête, est fort insuffisante pour assurer l'identification ultérieure. Vejdovsky, qui n'a point étudié les organes génitaux, ce qui nous aurait fixé sur ses affinités, a du moins indiqué une particularité de l'appareil excréteur (limité à la partie supérieure et s'ouvrant par deux pores seulement) qui permettra de retrouver la forme vue par lui et de lui conserver le nom de Dugès.

Une autre Planaire sans yeux a été décrite par Leidy en 1851 dans un ruisseau du New-Jersey, *Pl. fuliginosa* qu'il rapporte avec doute à un g. *Typhlolepta* d'Oersted (comprenant d'ailleurs des Polyclades marins). Cette forme est pigmentée, à l'inverse de la précédente, et le pigment formerait des amas à l'emplacement habituel des yeux, ce qui fait douter de leur absence complète. Elle n'a d'ailleurs jamais été revue et n'est guère à considérer comme valable. Avant de quitter le continent américain, mentionnons un véritable cavernicole, le *Dendrocœlum percœcum* signalé par Packard (1879 et 1888) dans la célèbre grotte du Mammouth et une autre voisine (Diamant Cave). Lui aussi ne peut être identifié par le peu qu'il en a dit et n'a point été signalé à nouveau. Cette observation prouve du moins l'existence en Amérique de formes aveugles à aspect de *Dendrocœlum* comme celles que nous allons à présent rencontrer. Leur étude ne manquera pas d'intérêt en y joignant celle de leurs congénères épigées ; car l'espèce mentionnée comme *Dendrocœlum lacteum* Müller par Woodworth en 1897 n'a, comme le montre sa description de l'appareil copulateur, rien de commun avec la forme européenne. Wilhelmi (1909) a créé pour elle le nom de *D. Graffi*, mais elle devra

plutôt reprendre un des anciens vocables de LEIDY ou de GIRARD [1].

Venons à la première espèce aveugle qui soit aujourd'hui bien connue. Signalée par WIEDERSHEIM et FRIES dès 1873 et 1874 dans la grotte de Falkenstein (bassin de l'Elzach, Jura souabe), puis nommée par ce dernier en 1879 *Planaria cavatica* avec une diagnose fort insuffisante, elle a été heureusement retrouvée souvent au même endroit, notamment par ENSLIN qui en a donné (1906 *a*) une bonne description, la faisant entrer dans le g. *Dendrocœlum* et la signalant dans d'autres grottes et de nombreuses sources de l'Alb souabe. Entre temps VEJDVOSKY (1895) qui la rencontrait auprès de Prague et dans le Tatra, dans des puits ou sources, avait le premier contribué à faire connaître ses caractères. D'après STEINMANN (1911) et BORNHAUSER (1913) elle a été aussi rencontrée sur la rive droite du Rhin, en amont de Bâle (Haslerhöhle), ce qui en fait jusqu'à présent l'espèce obscuricole dont la répartition (fixée avec certitude) est le plus étendue. VEJDOVSKY qui ne reconnaît pas le g. *Dendrocœlum*, la laisse dans *Planaria*, exemple suivi par STEINMANN et BÖHMIG qui pourtant l'admettent. Nous verrons la cause de ces divergences et les raisons de la faire entrer dans notre genre *Dendrocœlides*.

Il est, par contre, très douteux que la forme observée par MONIEZ (1888) dans un puits à Lille et rapportée à cette espèce par HALLEZ qui l'a étudiée en 1890-92, sans autre raison que sa cécité, lui appartienne réellement. Le distingué spécialiste n'en avait eu malheureusement qu'un individu en fort mauvais état, où il n'a pu que signaler la présence d'un organe musculo-glandulaire, commune à toutes les formes dont nous allons parler (sauf *Pl. Brementi* et *anophthalma*). Les autres caractères sur lesquels il se fonde néanmoins pour la ranger dans *Planaria* plutôt que dans *Dendrocœlum* sont trop succinctement évoqués. L'observation a un grand intérêt parce qu'elle montre que les Planaires obscuricoles (de même du reste que les *Niphargus*) peuvent s'observer à distance des massifs calcaires superficiels percés de grottes accessibles.

La même remarque et les mêmes réserves sont à faire sur le seul autre Triclade des eaux souterraines signalé avant moi en France, celui qu'a recueilli Xavier RASPAIL (1893 et 1902) dans un puits à Gouvieux (Oise) et qu'il a mentionné la seconde fois sous le nom superflu de *Pl. ignorata*. Cet auteur a conservé dix ans en bocal cette espèce, donc moins délicate

1. Je mentionne ici la *Planaria Rothi* décrite par M. BRAUN (1884) dans l'eau saumâtre de la Baltique parce que VON GRAFF dans son relevé bibliographique (1904-08 p. 1804) la signale à tort comme aveugle. L'auteur lui attribue formellement deux yeux.

que ses congénères, mais n'a pu malheureusement réussir à en retrouver quand je l'ai prié de m'en procurer.

La *Planaria Mrazeki* de VEJDOVSKY (**1895**), étudiée depuis par WENIG (**1902**), aujourd'hui rangée dans le g. *Dendrocœlum* par BÖHMIG, etc., a été trouvée dans des ruisseaux épigés aux environs de Přibram (Bohême), il est vrai près des sources et dans des parties ombragées. Elle est fort voisine du *Dendrocœlum lacteum*, ainsi que le *Dendrocœlum infernale* de STEINMANN (**1907** et **1909**), que cet auteur après avoir nié la validité du genre s'est décidé (**1911**) à y placer. Il a signalé cette espèce dans plusieurs grottes des cantons de Schwyz, Berne, Saint-Gall, et BORNHAUSER, son élève, la retrouve (**1913**) aux environs de Bâle.

Enfin il existe une autre Planaire aveugle européenne appartenant à un groupe tout différent, c'est la *Planaria anophthalma* MRAZEK trouvée (**1906, 1914**) dans une source du Monténégro et qui forme, avec *Pl. montenigrina* Mr. et *Pl. teratophila* St., toutes deux oculées, l'ensemble des espèces polypharyngiennes extrêmement voisines de la *Pl. alpina* DANA, dont elles ne diffèrent presque que par cette multiplication des pharynx qui semble apparue par mutation brusque. Je renvoie à la nombreuse littérature déjà relative à cette intéressante question. Il est en tous cas important de constater l'absence des yeux simultanément à un caractère de ce genre, soit qu'il faille la rapporter à l'influence du milieu (MRAZEK est d'avis que la vie souterraine a pu contribuer aussi à la mutation polypharyngienne, il n'indique pas par quel mécanisme), soit qu'elle ait apparu brusquement en même temps, à l'inverse des deux autres espèces.

Du reste, et ceci nous fournit une transition naturelle vers les autres aspects de la question, *Pl. alpina*, l'espèce sténotherme bien connue des sources froides, montre souvent une tendance à l'atrophie des yeux quand elle se trouve dans les milieux obscurs. La chose a été prouvée expérimentalement par CHICHKOFF (**1892**) et l'espèce a été rencontrée dépourvue d'yeux dans des sources, notamment par BORNHAUSER. De même dans la profondeur des lacs alpins (Haute-Engadine, Léman), on sait depuis quelques années qu'elle existe à l'état de forme aveugle et rapetissée (Var. *bathycola* STEINMANN **1911**).

Le même phénomène est connu depuis plus longtemps du *Dendrocœlum lacteum* dont FOREL, d'après DUPLESSIS, a signalé en 1876 des individus de profondeur aveugles rattachés par des intermédiaires aux individus oculés du bord : c'est cette forme que ZSCHOKKE a désignée

dans le lac des Quatre-Cantons sous le nom de *D. cavaticum* FRIES. STEINMANN (1907; voir aussi 1911, et pour la littérature VON HOFSTEN et ST., 1912) en fait aussi une variété *bathycola* caractérisée en outre par la taille plus petite et la réduction des ramifications digestives et de la « ventouse »; il remarque que ces caractères ne peuvent être expliqués par une alimentation insuffisante (qui à elle seule provoque la dissociation du pigment des yeux, BERNINGER, 1911), puisque les proies ne manquent pas au même niveau et que les organes génitaux, les premiers atteints par le jeûne, sont bien développés. Il s'agit donc ici d'influence directe du milieu [1]. On ne semble pas avoir signalé de *D. lacteum* aveugle dans les eaux souterraines [2]; seul ENSLIN (1906 *a*) a trouvé chez des individus des sources de la Lauter des yeux en voie de dissociation (encore n'est-il pas sûr qu'il n'ait pas vu une autre espèce telle qu'*infernale*). Il en existe pourtant certainement, et même dans les eaux épigées : j'ai moi-même recueilli dans un bras de l'Aujon, à Châteauvillain (Haute-Marne), un individu sans yeux dont l'anatomie était par ailleurs tout à fait normale.

Nous avons à présent à citer les Planaires oculées signalées dans des grottes ou tout au moins dans des eaux souterraines. On peut s'attendre à ce qu'elles soient nombreuses, car toutes les espèces, même eurythermes et limnadophiles sont franchement lucifuges et *a fortiori* les formes sténothermes des sources froides y trouveront-elles un milieu favorable. Si l'on n'a pas cité plus de Triclades dans les grottes proprement dites, c'est sans doute faute d'y avoir porté attention.

Mentionnons en première ligne la *Pl. vitta* DUGÈS (1830), intéressante espèce dont nous aurons à discuter les rapports avec l'une des nôtres, citée jusqu'à présent par de nombreux auteurs dont on trouvera la liste à peu près complète dans BORNHAUSER. Malheureusement elle se reproduit d'habitude par division et son appareil génital n'a été vu (sommairement) que par VEJDOVSKY (*in* BÖHMIG 1909) de sorte qu'il n'est pas sûr que tous aient vu la même, et qu'elle réponde bien à l'espèce de DUGÈS. Elle a été signalée dans une grotte du Jura franconien (Sophienhöhle) par ENSLIN (1906 *b*) et LAMPERT (1910) qui la considère comme en voie d'adaptation à la vie cavernicole (c'est, on le sait depuis HESSE, l'espèce qui

1. La faune si extraordinairement riche et variée des Triclades du lac Baïkal renferme aussi des formes aveugles telles que les *Pl. Dybowskyi* et *Grubei* de SABUSSOW et divers *Monocotylus*, *Procotylus* et *Sorocelis* de KOROTNEFF dont je n'ai pu me procurer le grand travail. Il serait intéressant de préciser leur répartition en profondeur dans ce lac, seul à posséder une véritable zone abyssale. Mais je suis obligé de laisser de côté ici des formes très spéciales et dont la littérature récente est difficilement accessible en France à l'heure actuelle.

2. C'est à tort que VON GRAFF dans son relevé bibliographique (1904-03 p. 1793) indique FRIES (1879) comme ayant trouvé avec *Pl. cavatica* un *Dendrocœlum lacteum* aveugle ; il n'y a rien de semblable dans le travail en question.

possède les yeux les plus simples), opinion partagée par ceux qui l'ont retrouvée dans la faune des sources froides dont elle paraît un élément fréquent, THIENEMANN, BORNHAUSER, etc. Elle y apparaît et disparaît, subitement, souvent en même temps que d'autres cavernicoles, et vit avec prédilection dans la vase. D'autre part, SEKERA et MRAZEK la rencontrent aussi dans de petites mares facilement assèchables, et le premier a même décrit l'enkystement grâce auquel elle y subsiste : antinomie apparente résolue par le second (**1900**) qui a montré que certaines de ces mares temporaires sont en rapport avec les eaux souterraines dont l'abaissement les met à sec et renferment toujours une faune caractéristique. C'est à la même raison qu'il faut rapporter la présence de *Niphargus* constatée par divers auteurs et moi-même dans des flaques n'ayant que quelques centimètres d'eau, parmi des feuilles mortes. *Pl. macrocephala* FRIES (**1879** *b*) de la Bielshöhle (Harz) est mise par ENSLIN en synonymie avec la précédente.

Planaria alpina déjà citée a été également rencontrée sous sa forme normale sinon dans de véritables grottes, du moins dans des eaux souterraines : THIENEMANN (**1906** et **1912**) la recueille dans des ruisseaux ne coulant à la surface qu'une partie de l'année et, rappelant des observations analogues de ZSCHOKKE et STEINMANN, la considère comme un membre habituel de la faune hypogée. A rechercher aussi dans les grottes *Pl. albissima* VEJDOVSKY, *Pl. vruticiana* du même auteur disparue de sa station primitive d'où elle aurait été, ainsi que la précédente, « refoulée » par *D. lacteum*, et imparfaitement connue, *Polycladodes alba* STEINMANN, type d'un genre spécial et forme très curieuse localisée jusqu'à présent dans quelques sources de Haute-Alsace, etc. Quant aux espèces banales que j'ai trouvées dans les matériaux de BIOSPEOLOGICA, *Pl. gonocephala*, *Polycelis felina*, elles seront certainement rencontrées partout quand on se donnera la peine de les chercher.

L'exposé que nous venons de faire nous amène à poser une question importante, qui se pose également pour beaucoup d'autres groupes de cavernicoles, celle des rapports généraux de la faune des grottes avec celle des sources et des ruisseaux. Nous rencontrons dans des eaux confinant immédiatement aux domaines souterrains, sources proprement dites, partie supérieure des cours d'eaux, des espèces aveugles et décolorées (Planaires citées plus haut, *Niphargus*, *Lartetia*), qui pourtant s'observent parfois fort loin des griffons, et des espèces oculées, d'aspect épigée, dont certaines pourtant ne s'écartent guère de ceux-ci et sont rencontrées

assez souvent dans les cavernes. Pour ces dernières, leur caractère de sténothermes d'eau froide est déjà une explication suffisante. Les premières prêtent à des discussions que je me bornerai pour l'instant à exposer impartialement. Une école très répandue en Allemagne et en Suisse s'est efforcée comme on le sait, à la suite de Zschokke et de Voigt, d'expliquer la répartition actuelle des Planaires et de beaucoup d'autres formes par la considération des périodes glaciaires ; il est inutile que je rappelle ici la vaste littérature de cette question, dont on trouvera un bon résumé dans von Graff. L'un de ses membres les plus éminents, Thienemann a émis, en 1909, une hypothèse ingénieuse sur laquelle il est revenu en détail dans son travail de 1912 : pendant une période où la température moyenne de l'Europe était plus élevée qu'elle ne l'est actuellement (époque de la mer à Littorines dans l'histoire de la Baltique, époque du Chêne dans la flore des tourbières), un certain nombre de formes d'eau froide ont dû pour s'en préserver se réfugier dans les eaux souterraines où elles ont acquis les caractères dus à la privation de lumière. Ensuite un refroidissement s'étant produit (époque de la mer à *Mya* ou du Bouleau), elles ont pu en sortir et reparaître dans les plus froides des eaux épigées, où nous les rencontrons actuellement malgré un nouveau réchauffement général qui a commencé depuis lors à se produire. Les Planaires aveugles et les autres obscuricoles représenteraient donc une « couche profonde » de la faune des ruisseaux (Steinmann 1911) à laquelle serait venue de superposer d'abord la *Pl. alpina* qui répandue partout dans la période froide se confine à présent dans les sources, puis les récents envahisseurs montés de la plaine et qui l'ont refoulée, *Polycelis felina* et enfin *Pl. gonocephala*. Conception d'ensemble fort séduisante, un peu trop schématique à mon sens d'après ce que j'ai observé en France de la répartition des trois dernières espèces.

Mais il y a une autre façon d'expliquer les choses, c'est celle qu'on appelle théorie de la « préadaptation » et dont le champion est Cuénot : des espèces aveugles et décolorées ont pu prendre naissance dans le milieu épigée par des mutations de causes mal connues, possédant ou acquérant d'ailleurs en même temps le caractère sténotherme d'eau froide ; habituées à se passer de la vue, elles se sont trouvées ensuite tout naturellement portées à prospérer dans le milieu souterrain, où d'ailleurs d'autres ont pénétré en même temps qu'elles. Cette conception expliquerait la présence de Planaires aveugles loin des sources (à vérifier et à préciser d'ailleurs ; dans une région calcaire on peut toujours incriminer des

résurgences d'eaux souterraines au milieu du lit d'une rivière), et le fait indéniable de l'action de l'obscurité sur les yeux et le pigment ne suffit pas à la détruire. Une longue série d'observations et d'expériences est nécessaire pour trancher la question.

2. — Remarques sur la systématique des Triclades paludicoles

Avant de passer à la description des espèces, il est utile de dire dans quel esprit elle sera faite et sur quels caractères j'ai jugé nécessaire de baser celles-ci : la systématique des Triclades, et des Paludicoles en particulier, est loin d'être une chose arrêtée. L'on s'accorde aujourd'hui à fonder la distinction des espèces presqu'uniquement sur l'appareil copulateur, c'est-à-dire l'ensemble de l'atrium génital avec ses subdivisions éventuelles — du pénis et de ses annexes du côté mâle — des oviductes, de l'utérus ou prétendu tel et de l'organe musculo-glandulaire éventuellement du côté femelle. La variabilité considérable de ces parties dans leur développement, leur forme et leurs rapports fournit en effet des combinaisons inépuisables de caractères et se concilie avec une fixité semble-t-il très suffisante à l'intérieur de la même espèce. L'inconvénient est qu'on ne peut l'étudier que sur des individus mûrs, et presqu'exclusivement à l'aide de coupes en série, d'orientations variées de préférence. Décrire une espèce sur des individus immatures, comme continuent à le faire certains auteurs, est toujours dangereux à moins qu'elle n'ait à d'autres points de vue des particularités exceptionnelles ; pourtant beaucoup se multiplient uniquement par voie asexuée pendant de longues périodes, et certaines dont il faut bien reconnaître la validité n'ont jamais été rencontrées sexuées depuis leur découverte.

Outre la topographie générale de l'appareil copulateur, il n'est pas superflu d'entrer dans le détail de son histologie qui pourra contribuer à préciser certains rapports. Ainsi la distinction de la vésicule séminale et du canal éjaculateur, le point précis d'abouchement des oviductes dans l'atrium mâle ou dans l'atrium commun, caractères d'une grande utilité, peuvent être en apparence modifiés par l'état de contraction ou de distension des parties. La limite entre deux épithéliums de nature différente permettra toujours de retrouver la limite véritable des deux cavités distinctes. Le développement et la disposition de la musculature, ceux des glandes extrinsèques ou intrinsèques doivent aussi être indiqués avec minutie.

Les caractères du reste de l'organisme ont moins d'importance dans l'état actuel de nos connaissances. On sait combien il est imprudent de se fier à la forme extérieure chez des animaux aussi contractiles et qu'on reçoit le plus souvent à l'état de fixation imparfaite. Je reviendrai plus loin sur l'extrémité céphalique. La distance des orifices buccal et génital aux deux extrémités est sujette à être modifiée par l'état de contraction, l'âge et la maturité sexuelle ; le nombre des cæcums sur les trois branches de l'intestin dépend beaucoup de la taille et des facteurs qui la font varier, ce qui modifie secondairement la position des ovaires par rapport aux premiers d'entre eux (STEINMANN chez *Dendrocœlum lacteum bathycola*). Les anastomoses entre les deux branches inférieures, spécialement l'anastomose terminale qui peut les fusionner plus ou moins en un cul-de-sac impair (on en trouve souvent d'autres dans les espaces libres entre le pharynx, l'utérus, le pénis), sont constantes chez certaines espèces mais paraissent exister chez d'autres, qui passent pour en être dépourvues, beaucoup plus fréquemment que ne le laisse croire la littérature, sans doute suivant les stations : HALLEZ considère la fusion comme très rare chez *Dendrocœlum lacteum*, tandis qu'ENSLIN et moi-même la trouvons plus fréquente que le cas « normal » chez cette espèce. Une nutrition abondante en développant les cæcums jusqu'à rencontre contribue vraisemblablement à faire apparaître les anastomoses, mais il peut y avoir aussi persistance partielle de l'état indivis chez l'embryon. Chez *Planaria* elles sont certainement plus rares, mais loin d'être exceptionnelles chez les espèces communes d'après mon expérience.

D'autres caractères sans doute plus constants et qui pourraient suppléer utilement ceux de l'appareil génital, s'ils avaient été étudiés en détail dans toutes les espèces, sont la structure histologique des yeux chez celles qui en possèdent, la disposition des commissures du cerveau et des nerfs qui en partent, celle de la musculature sous-cutanée, celle enfin des couches musculaires et glandulaires dans le pharynx. En particulier il paraît y avoir un véritable caractère générique comme l'a montré ENSLIN et comme nous y reviendrons, dans les rapports des fibres circulaires et longitudinales à la partie interne de cet organe. Il me paraît par contre tout à fait inutile d'entreprendre, comme le font beaucoup d'auteurs, sur chaque forme nouvelle (et d'après des matériaux généralement mal conservés) une description minutieuse de l'épiderme, du parenchyme, de l'épithélium intestinal.

Je tiens encore à préciser, pour l'intelligence de ce qui va suivre, les

particularités de l'extrémité céphalique, sur lesquelles règne une grande confusion dans la littérature ancienne, d'une façon plus concise que ne l'a fait von Graff qui en éparpille l'étude en plusieurs chapitres. L'emploi du terme « ventouse » pour les *Dendrocœlum* en particulier a déterminé de longues controverses ; les uns en faisant un caractère générique absolu, les autres niant qu'il existât rien de semblable, ou au contraire la retrouvant chez des *Planaria* typiques. Quoique l'extrémité supérieure soit toujours plus ou moins adaptée à l'adhésion par sa face ventrale, il n'existe de véritable ventouse, formant un disque individualisé avec couches musculaires distinctes et séparées du parenchyme adjacent, chez aucune des Planaires indigènes. On en trouve, au contraire, chez certaines des formes du Baïkal ; encore n'est-il pas sûr qu'elles soient aussi différenciées que chez les Platodes parasites par exemple.

Au contraire chez toutes nos espèces on trouve ventralement au-dessous du bord supérieur ce qu'on peut appeler un *coussinet adhésif* : c'est une aire elliptique à parenchyme un peu épaissi où viennent s'ouvrir d'innombrables glandes tant cyanophiles qu'érythrophiles, et en même temps des « glandes à rhabdites », de sorte que l'épiderme, dépourvu de cils, paraît complètement strié par ces produits de sécrétion. Dans certaines espèces ses corps cellulaires sont rejetés dans la profondeur (épithélium eingesenkt). Les fibres de la musculature générale deviennent dans le coussinet un peu plus nombreuses et s'entrelacent en plexus sans former des systèmes isolés : l'adhésion est due presque exclusivement aux glandes. Le coussinet peut se déprimer en fossette, se creuser de cryptes où s'ouvrent celles-ci. De part et d'autre de l'aire adhésive on trouve au contraire deux zones marginales sensorielles plus ou moins en saillie où l'épithélium plus élevé en général porte des cils longs et entremêlés de soies sensitives, mais où les rhabdites et les glandes manquent totalement. Ce sont les tentacules, à l'état d'ébauche chez notre *Pl. Brementi* (pl. V, fig. 4), allongés comme on le sait chez *Pl. alpina*, *Polycelis felina*, etc. Au contraire les espèces à tête ronde (*Pl. polychroa*, *torva*, etc.) ou triangulaire (*Pl. gonocephala*, *maculata*) paraissent localiser leur épithélium sensoriel dans les deux fossettes ou « organes auriculaires », multiples chez les formes australiennes étudiées par Annie Weiss, qui existent à la partie inféro-externe de la tête. On distinguera toujours de cette façon les auricules formées par les angles inférieurs du triangle, fussent-elles aussi effilées que chez *Pl. dorotocephala* Woodworth, des véritables tentacules dont elles ne sont pas homologues.

Chez *Dendrocœlum*, *Bdellocephala* et, nous allons le voir, *Dendrocœlides*, la différenciation du coussinet est poussée un peu plus loin : son bord supérieur se détache et s'individualise en forme de croissant à concavité inférieure, formant le « bourrelet adhésif ». La répartition des glandes s'y précise, celle des fibres musculaires devient aussi plus régulière (voir l'étude de Ude sur *Bd. punctata*), et la même chose s'applique à celles, dorso-ventrales et longitudinales, qui viennent y aboutir. Physiologiquement c'est déjà une ventouse, bien qu'anatomiquement elle ne soit pas encore isolée, et on la voit fonctionner comme telle sur le vivant entre les deux lobes tentaculaires larges, plus ou moins pointus suivant les espèces, mais sensoriels sur toute leur étendue. Ce bourrelet qu'on retrouve toujours avec un peu d'attention, peut donner lieu aux aspects les plus variés tant sur le vivant qu'après fixation, et on pourrait au premier abord les croire spécifiques. (Voir ce que nous en dirons dans les différentes espèces, et les figures pl. V, 9 à 12 ; pl. VI, 15 et 18).

3. — Quelques indications techniques

Chez des animaux aussi contractiles et aussi facilement diffluents que les Planaires, la technique de fixation a une grande importance. Une simple conservation à l'alcool ou au formol rend malheureusement les caractères extérieurs peu nets, et souvent les animaux se désagrègent au bout de quelque temps, sans parler des détériorations histologiques dont nous avons vu l'inconvénient. Les fixateurs recommandés par les auteurs jusqu'à ce jour sont à base de sublimé plus ou moins acétique. Ils conservent bien les tissus, fort mal la forme générale du corps car ils occasionnent un ratatinement et une contraction (sauf peut-être employés chauds) encore pis qu'avec l'alcool simple. Pour bien conserver l'aspect extérieur, on préconise habituellement des solutions aqueuses fortes d'acide nitrique (jusquà 50 %). Mais comme celles-ci occasionnent un gonflement considérable du tissu conjonctif (l'extension qu'elles provoquent n'a d'ailleurs pas d'autres cause) on conseille de ne les faire agir que pendant quelques secondes et de placer aussitôt l'animal soit dans le sublimé, soit, pour la simple conservation, dans l'alcool. De toutes façons l'intégrité histologique en souffre ; le combinaison du sublimé et de l'acide nitrique ne donne que des résultats passables. En somme, il s'agit de réactifs dangereux, délicats à employer, fort peu désirables en voyage. Pour des animaux étroitement sténothermes comme les Planaires, en parti-

culier cavernicoles, la fixation sur place est pourtant indispensable.

J'ai déjà indiqué à propos du voyage d'ALLUAUD et JEANNEL (**1913**) que le Bouin alcoolique (formule de Brasil) donnait de bons résultats aussi bien pour la forme extérieure que pour l'histologie, et la plupart des matériaux de BIOSPEOLOGICA ont été fixés de cette façon. Mais l'acide picrique que renferme ce réactif offre de gros inconvénients : il fausse la couleur originale des échantillons, et de façon définitive, car il se fixe avec élection sur les différentes glandes du corps et suivant leur abondance dans chaque partie produit des aires plus ou moins foncées qu'on peut croire naturelles ; de plus, il salit indéfiniment l'alcool des bocaux et les autres pièces qu'on y conserve. Je me suis demandé s'il était bien indispensable, et après quelques tâtonnements je suis arrivé à une formule aussi satisfaisante où n'entrent que les réactifs existant dans le bagage de tout naturaliste voyageur, celle que j'ai publiée en **1919** :

Alcool à 90°	6 parties
Formol du commerce	3 parties
Acide acétique glacial....	1 partie

Il est bon de ne pas préparer ce fixateur longtemps à l'avance, pour que l'éthérification ne lui fasse pas perdre ses propriétés, et de ne pas prolonger l'action jusqu'à vingt-quatre heures, pour ne pas trop durcir les organes musculeux. Les résultats sont fort bons : l'animal même contracté plongé dans le réactif s'étale brusquement et reste toujours beaucoup plus aplati qu'avec les réactifs nitriques ; les bords ne se crispent que dans une faible mesure, chez les *Dendrocœlum* et formes voisines. Il y a, il est vrai, en général tendance à l'enroulement dans le plan sagittal, mais outre qu'on peut la combattre en comprimant aussitôt l'animal si on en a le loisir, sur un lot de quelques individus il en est toujours de peu courbés et, comme l'enroulement est bien symétrique, les autres sont utilisables pour les coupes sagittales qui sont les plus précieuses. Je dois dire que les résultats, excellents pour *Planaria*, *Dendrocœlum*, *Bdellocephala*, sont plus médiocres pour les espèces indigènes de *Polycelis* qui montrent une certaine tendance à enrouler leurs bords latéraux. La conservation histologique est peut-être un peu moins bonne qu'avec le réactif picrique, mais ce n'est qu'une nuance. Tel quel, c'est certainement le réactif de choix en voyage et pour le travail courant.

La technique ultérieure n'a rien de particulier. Pour les formes pig-

mentées, j'ai déjà indiqué (**1913**) le blanchiment par l'eau de brome en vue de préparations *in toto*, retrouvé depuis par MAWAS (**1918**) pour d'autre objets ; elle n'attaque pas, au moins rapidement, le pigment des yeux. J'ai mentionné aussi la coloration en masse par la quinone, qui donne d'excellents résultats. Une autre technique pour l'étude par transparence, encore supérieure au moins pour les animaux minces, est l'hématoxyline ferrique de HEIDENHAIN employée suivant les principes ordinaires (en acidulant la solution d'alun), mais avec une différenciation très prolongée dans celle-ci suivie encore d'un séjour dans l'alcool additionné d'acide chlorhydrique. Les tissus gardent une teinte générale brunâtre qui met bien en évidence le tube digestif, les glandes génitales et les différentes parties de l'appareil copulateur, surtout les canaux remplis de sperme. Pour les coupes, l'hémalun ou l'hématoxyline ferrique suivie d'éosine, d'orange G ou de vert lumière, répondent à tous les besoins. Il est bon de faire remarquer que la réaction histologique des glandes, sur laquelle est basée leur classification en érythrophiles et cyanophiles, varie dans une certaine mesure suivant les colorants et aussi suivant le procédé de fixation.

Turbellariés triclades

Genre **PLANARIA** O.-F. MÜLLER **1776**

Le genre *Planaria*, qui compte actuellement environ 120 espèces décrites dans toutes les parties du monde, nécessiterait évidemment une subdivision (de même que le genre *Sorocelis* qui, bien que limité à l'Asie du Nord, a seulement moitié moins d'espèces et se montre anatomiquement presque aussi varié). Par malheur ce travail ne pourra être fait utilement qu'après de longues études sur les espèces décrites et à décrire qui permettront seules de les classer en groupes à peu près naturels en tenant compte de l'ensemble de l'organisation. L'appareil copulateur, en effet, qui fournit d'excellents caractères spécifiques paraît, chose assez bizarre, beaucoup moins apte à fournir des coupures d'ordre supérieur. Le fait que des différenciations analogues en ce qui le concerne s'observent dans les trois sous-ordres des Maricoles, Paludicoles et Terricoles (qu'il est d'ailleurs impossible de séparer par des caractères anatomiques constants), et que néanmoins rien ne permet de soupçonner une filiation

directe entre formes de sous-ordres différents, suffit à lui seul à le prouver : les mêmes séries caractérisées par l'évolution progressive d'une de ses parties se sont reproduites indépendamment en des lieux et à des époques distinctes. Nous ne pouvons pour l'instant que chercher à définir ces principales séries, en tenant grand compte de la répartition géographique, par malheur fort peu connue.

Planaria Brementi de Beauchamp **1919**

(Planche V, fig. 1 a 4).

Type de l'espèce. — Cueva de Bujaruelo, term. munic. Torla, partido de Boltaña, provincia de Huesca, Espagne (17. VII. 14), n° 711. Un seul individu, sexué.

L'exemplaire unique fixé au Bouin alcoolique était bien étalé, mais un peu enroulé sur la face ventrale, ce qui m'a gêné pour l'étude *in toto* mais m'a permis d'obtenir une bonne série de coupes sagittales. Autant que j'ai pu l'apprécier dans ces conditions, la forme est elliptique allongée, la longueur de 6 à 7 mm., la largeur 2 mm. 1/4. La couleur jaune brunâtre est évidemment due à l'acide picrique du fixateur, Jeannel et Racovitza (**1918**) ayant noté sur le vivant sa teinte blanche. Une bande plus foncée suit les bords, c'est la zone glandulaire marginale habituelle dans le groupe et qui fixe l'acide picrique avec une intensité spéciale. L'extrémité supérieure (pl. V, fig. 4) montre, de part et d'autre d'une pointe très obtuse, l'ébauche de deux tentacules contrastant par leur transparence avec cette zone glandulaire ; il est peu probable qu'ils soient sur le vivant aussi allongés que ceux de *Pl. alpina*, ils sont en tout cas moins écartés. Leur épithélium, comme nous l'avons indiqué d'autre part, est élevé et longuement cilié mais sans glandes. Entre eux le coussinet adhésif, nettement déprimé en fossette, avec ses nombreuses glandes et son plexus musculaire peu différencié. Il n'y a aucune trace d'yeux. La bouche se trouve un peu au-dessous du deuxième tiers du corps, l'orifice génital à peu près équidistant d'elle et de l'extrémité caudale.

Les coupes frappent au premier coup d'œil (fig. 1) par le faible développement de la musculature sous-cutanée (qui paraît ne comporter qu'une couche circulaire et une longitudinale), la réduction aussi du parenchyme qui forme un réseau d'alvéoles presque égales avec des rares noyaux aux nœuds, entre les divers organes eux-mêmes très régulièrement disposés. En effet les cæcums digestifs, au nombre d'une trentaine en tout de

chaque côté, sont peu ramifiés et les testicules, gros et arrondis, alternent avec eux d'une façon presque parfaite, occupant plutôt la partie dorsale de leurs intervalles. Un ou deux seulement de ceux-ci renferment deux glandes mâles (fig. 1, *t*). Elles ne sont pas plus de quinze de chaque côté, commençant à la fin du premier tiers du corps pour ne pas dépasser en bas l'orifice génital ; c'est, je crois, le nombre le plus réduit qu'on connaisse chez les Paludicoles, à la seule réserve de *Curtisia Foremani* (GIRARD) [1], où il n'y en a que quatre ou cinq. Leur alternance régulière avec les cæcums est également tout à fait exceptionnelle dans ce sous-ordre, tandis qu'elle a fait la célébrité du Maricole *Procerodes lobata* O. SCHMIDT [*Gunda segmentata* LANG].

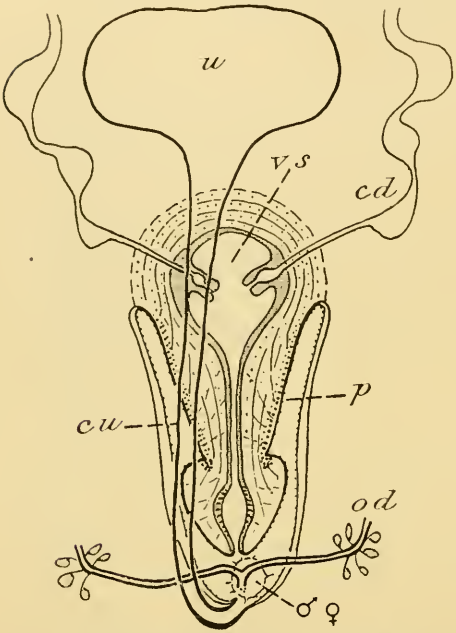


FIG. 1. *Planaria Brementi* DE BEAUCHAMP. Schéma de l'appareil copulateur vu par la face dorsale. (Voir page 218 l'explication des lettres communes à toutes les figures).

Les glandes femelles montrent des particularités non moins intéressantes : comme chez *C. Foremani* toujours, l'oviducte, immédiatement accolé au tronc nerveux ventral correspondant (fig. 1, *od* et *n*), est un simple cordon cellulaire sans musculature creusé d'un canal cilié et dont les vitellogènes apparaissent comme de simples ramifications, qui pénètrent entre les autres organes et ne diffèrent histologiquement de lui que par les inclusions de leurs éléments (*vi*). Aux points de jonction leur cellules s'écartent pour former l'entonnoir habituel en continuité avec la lumière. Je n'ai point vu, il est vrai, d'ovules parfaitement nets mêlés aux cellules vitellines comme dans *Curtisia*, mais les ovaires, situés au-dessous du deuxième cæcum digestif, sont flanqués sur leur face externe d'un gros follicule lécithique à peine ramifié, qui correspond peut-être au parovarium décrit dans d'autres espèces et les oviductes prennent naissance au point de jonction. Les vitellogènes ne montent pas plus haut ; au contraire, à la partie inférieure du corps ils se prolongent à

1. *Planaria simplicissima* CURTIS, pour laquelle un genre nouveau *Curtisia* est créé dans le traité de VON GRAFF, mais que Caroline STRINGER (1918) a montrée identique à la *Dugesia Foremanii* GIRARD (1852).

partir du coude des oviductes par deux cordons purement vitellins à peine ramifiés. En somme, il y a là une disposition moins primitive que celle de *Curtisia*, mais nettement intermédiaire entre elle et l'état de choses plus évolué des *Planaria* proprement dites.

Les canaux déférents renflés forment les sinuosités habituelles sur les côtés du pharynx [1] ; ils débouchent de part et d'autre (*cd* fig. 3, pl. V, et fig. 1) dans une vésicule séminale spacieuse et arrondie (*vs*) remplissant la base du pénis (*p*) et se continuant sans limite nette avec le canal éjaculateur qui le traverse. Son épithélium est bas et caduc dans la partie supérieure, élevé et glandulaire au-dessous de l'abouchement des conduits. Peu ou pas de glandes extrinsèques. La musculature est formée de fibres tassées sur le fond de la vésicule, surtout développées au-dessus et en avant, mais qui dans le pénis proprement dit se portent en dehors pour s'attacher à sa surface externe, et affectent par conséquent une disposition radiaire. Des fibres circulaires irrégulièrement tassées autour de la lumière se mêlent à elles, ainsi que des fibres longitudinales plus fines et qui se prolongent dans la partie distale du pénis avec une mince couche annulaire entourant le canal. Cette partie, véritable gland que sépare un sillon dû à la présence d'un sphincter bien développé (fig. 2 et 3), se compose donc de parenchyme homogène traversé par ces fibres et recouvert comme le reste d'un épithélium cilié, à peine plus bas. Dans le gland le canal éjaculateur se renfle légèrement et son revêtement, plus nettement sécréteur, devient très basophile.

L'atrium lui-même (*a*) qu'il est impossible de décomposer en plusieurs parties, offre du côté ventral un épithélium bas et presque sans musculature, dorsalement au contraire un épithélium très élevé et glandulaire entouré de fibres transversales, et de longitudinales provenant pour une partie de la périphérie de la vésicule. A ce niveau s'ouvre le canal utérin (*cu*), dont l'épithélium est également glandulaire à ce niveau et devient cilié plus haut ; sa musculature est circulaire en dedans et longitudinale en dehors. Juste au-dessus vient s'aboucher le canal commun des oviductes (*od*) très court, qui se détache presque horizontalement de leur point de jonction et présente un épithélium élevé et cilié avec une couche de muscles circulaires. Les oviductes pairs dont nous avons décrit la partie supérieure se coudent brusquement pour rejoindre l'oviducte commun, et c'est près de ce coude qu'ils reçoivent les glandes érythrophiles ordinaires (glandes

1. Sans avoir fait l'étude détaillée de cet organe, je puis indiquer qu'il présente dans sa musculature interne des couches circulaire et longitudinale bien distinctes disposées comme chez les *Planaria* en général.

coquillières), pas très développées. Le canal utérin remonte à peu près dans le plan médian jusqu'à l'utérus, peu développé dans mon échantillon et presque complètement obstrué par les cellules qui devraient limiter sa cavité ; je lui conserve provisoirement ce nom, bien qu'il soit aujourd'hui prouvé que dans la plupart des espèces il ne sert qu'à recevoir le sperme dans l'accouplement, parce que celui de bourse copulatrice a été employé dans d'autres sens.

On pourrait se demander si cette espèce n'est pas identique à l'*Anocelis caeca* Dugès dont nous savons si peu de choses. Sans avoir pu étudier l'appareil excréteur qui permettrait l'identification avec la forme vu par Vejdovsky, je ne le crois nullement : *Anocelis* a, sur le vivant, une tête très élargie et sans trace des deux petits tentacules que montre nettement notre espèce. *Pl. Brementi* paraît par l'absence des yeux un véritable cavernicole ; mais rien ne s'oppose à ce qu'elle ne soit une simple variété d'une forme oculée vivant à la surface du sol dans la même région, dont les Turbellariés sont parfaitement inconnus. Quant à ses affinités, il serait prématuré de chercher à les préciser ; au point de vue de la différenciation du pénis et de sa vésicule, elle occupe une position un peu plus élevée que la *Pl. Jeanneli* de B. (voir ma discussion de **1913**) à propos de cette espèce). Il est en tous cas intéressant d'indiquer que c'est en ce sens de beaucoup la moins évoluée des *Planaria* actuellement connues en Europe, et que la disposition des glandes génitales montre également des caractères plus simples, sinon plus primitifs, que ceux d'aucune autre espèce de nos régions.

Planaria gonocephala Ant. Dugès 1830

Massif des Beni-Snassen (*Maroc*). — Ifri el Kef, environs d'Aïn Sfa (27-28. XI. 09), n° 332. Deux exemplaires dont un seul sexué.

Distribution géographique : la plus ubiquiste sans doute des *Planaria*. Répandue dans toute l'Europe et dans l'Amérique du Nord, commune au Japon d'après Ijima et Kaburaki (**1916**), déjà signalée par moi (**1913**) en Afrique (Tunisie et torrents du Kénya). Fréquente partout les eaux courantes de la plaine et souvent des montagnes.

Les deux exemplaires d'Ifri el Kef étaient de petite taille (4 à 6 mm.) et de couleur claire, aisément reconnaissables *in toto* à la forme de la tête suffisamment conservée. L'un d'eux, dont l'appareil mâle était suffisamment différencié, m'a montré en coupe le pénis typique avec son dia-

phragme séparant la vésicule séminale du canal éjaculateur. Les yeux ne présentent pas trace de régression. D'ailleurs, JEANNEL ayant indiqué la même espèce en dehors de la grotte dans l'Aïn-Cefrou, sa présence dans celle-ci est certainement contingente.

Planaria sp.

Département de Constantine (*Algérie*). — Grotte du Lac souterrain, commune de Clauzel (21. X. 06), n° 182. 3 individus immatures.

Département d'Oran (*Algérie*). — Grotte de la quatrième source du ravin de Misserghin, commune de Misserghin (17. X. 09), n° 329. 14 individus immatures.

Petites Planaires (2 à 3 mm. pour la première station, quelques-unes un peu plus grandes dans la seconde), à tête un peu élargie par deux ébauches d'oreillettes, très probablement identiques spécifiquement entre elles et avec l'espèce précédente. Le fait que *Pl. gonocephala* aurait été ainsi trouvé dans trois grottes de l'Afrique du Nord et non ailleurs est probablement une simple coïncidence.

Genre **DENDROCŒLIDES** DE BEAUCHAMP **1919**, p. 245

TYPE : *Dendrocœlides Regnardi* de B. 1919.

C'est ici le moment de justifier la création de ce genre plus complètement que je n'ai pu le faire en **1919**. La diagnose que j'en ai donnée peut se résumer ainsi : aspect extérieur de *Dendrocœlum*, appareil copulateur de *Planaria*, du moins en ce qui concerne l'absence de flagellum. Il est certain d'une part que les vrais *Dendrocœlum* bien étudiés (*lacteum*, *infernale*, *Mrazeki*) forment un groupe très naturel ; il ne l'est pas moins qu'un des meilleures caractères de ce groupe est la présence du flagellum, qui m'a permis d'y adjoindre le *D. tubuliferum* dont nous allons parler, bien qu'il ait déjà des caractères un peu spéciaux, et qu'y ranger des formes qui en sont dépourvues serait en rompre l'unité. D'autre part, bien que les caractères extérieurs soient plus flous et puissent présenter des intermédiaires[1], il serait paradoxal de ranger des formes comme notre

1. Je rappelle ici ces caractères : taille souvent grande ; forme très plate ; absence de pigment propre même chez les formes non obscuricoles. Bords (zone glandulaire) presque toujours rabattus en dessous et plus ou moins ondulés après la fixation, aspect qu'ils présentent aussi quand l'animal, vivant, est au repos. Tentacules larges, sensoriels par toute leur surface, rarement pointus. Coussinet adhésif très différencié, son bord supérieur décollé en un bourrelet très contractile (caractère commun avec *Bdellocephala*, tout différent par l'appareil copulateur), donnant lieu aux apparences décrites d'autre part.

Dendrocœlides Reynardi aux côtés de la *Planaria torva* qui possède comme elles un organe musculo-glandulaire, mais est une forme de petite taille, à bords épais, tentacules nuls, fossette adhésive peu différenciée, à peine distincte extérieurement de *Pl. polychroa* et de ses similaires (qui ne possèdent pas cet organe, quoiqu'on en ait dit). Sans doute faudra-t-il ultérieurement séparer ces deux derniers groupes d'espèces, en reprenant le genre *Euplanaria* créé par Hesse pour le dernier, laissant *Planaria sensu stricto* au premier, distinction que justifie toute une série de caractères anatomiques. Raison de plus pour ne pas adjoindre aux *Planaria* de formes qui en sont plus éloignées. Rappelons encore le caractère anatomique important invoqué par Enslin (**1906** *a* et *b*) : les fibres musculaires internes, circulaires et longitudinales, du pharynx, alternant plus ou moins régulièrement chez *Dendrocœlides* comme chez *Dendrocœlum*, tandis qu'elles forment deux couches épaisses et séparées, la circulaire en dedans, chez toutes les *Planaria* où l'on y a porté attention.

Il suffit d'ailleurs pour expliquer cette création de rappeler les avatars subis par l'espèce de Fries (voir plus haut). Décrite comme *Planaria cavatica* et laissée dans ce genre par Vejdovsky qui supprime d'ailleurs *Dendrocœlum*, elle est placée dans ce dernier par Enslin bien qu'il eût reconnu l'absence de flagellum. Au contraire Steinmann et Böhmig tout en admettant *Dendrocœlum* la font repasser dans *Planaria* en raison de ce caractère... Bref la seule solution dans ce cas et dans tous les similaires est de sectionner peu à peu les Paludicoles en petits groupes d'espèces ayant en commun quelques caractères de l'extérieur et de l'appareil copulateur (ainsi que des autres organes bien entendu), bien qu'ils puissent partager soit les uns soit les autres plus ou moins complètement avec des groupes voisins.

Quant aux rapports de mes deux espèces avec *Dendrocœlides cavatica* Fries je ne pourrai, bien entendu, les préciser qu'après avoir étudié moi-même cette espèce : elle est bien distincte par ses tentacules pointus et dirigés en avant, ses canaux déférents se réunissant à l'intérieur du pénis en un court canal éjaculateur cilié comme eux, sans vésicule séminale, les nombreuses glandes extrinsèques s'ouvrant dans ces parties, etc. On peut donc, d'après la différenciation de la vésicule séminale, ranger les trois espèces en une série linéaire parallèle à celles que j'ai essayé de former dans *Planaria* (**1913**), sans la croire unique : *D. cavatica* où les canaux déférents traversent presque tout le pénis sans former de vésicules, — *D. Collini* où ils ne traversent que la moitié supérieure du bulbe pour

aborder par en haut une simple dilatation du canal éjaculateur — *D. Regnardi* où ils pénètrent latéralement dans une vésicule séminale bien différenciée. Ce rapprochement prend un grand intérêt quand on remarque que l'ordre géographique des trois espèces : Allemagne du Sud jusque vers Bâle, Côte-d'Or, Tarn-et-Garonne, est précisément le même. Mais il faut attendre la découverte d'autres stations, et éventuellement d'autres espèces affines, pour pouvoir discuter ce qui n'est peut-être qu'une coïncidence.

Enfin il n'est nullement improbable de voir se ranger dans *Dendrocœlides* des espèces oculées, si la perte des yeux n'est qu'un caractère adaptif. En particulier le *Dendrocœlum Nausicaæ* d'O. Schmidt (1862), qui n'a jamais été retrouvé mais paraît une bonne espèce, pourrait bien y prendre place un jour ou l'autre.

Dendrocœlides Regnardi de Beauchamp **1919**

(Pl. VI, fig. 9 à 15).

Type de l'espèce. — Grotte de Saint-Géry, commune de Loze, département du Tarn-et-Garonne, France.

Département du Tarn-et-Garonne (*France*). — Grotte de Saint-Géry, commune de Loze, canton de Caylus (4. I. 13), n° 611. 7 individus dont 2 immatures. — Grotte de Gourgue Saint-Antonin, commune et canton de Saint-Antonin (4. I. 13), n° 610. 4 individus immatures.

Cette superbe espèce est l'une des plus grandes parmi les Paludicoles indigènes, probablement même la plus grande car *Bdellocephala punctata* Pallas ne dépasse pas 40 mm. et l'un de mes échantillons avait davantage à l'état fixé (on peut encore compter un tiers ou un quart en plus sur le vivant). Les plus petits individus sexués, même imparfaitement, ont au moins 25 ou 30 mm. Par contre la largeur est faible (6 à 7 mm.), l'épaisseur très réduite, bref la forme franchement rubanée avec atténuation aux deux bouts (fig. 15). Après fixation au Bouin alcoolique, elle est plus ou moins contournée, les bords rabattus et assez régulièrement festonnés, plus même que chez *Dendrocœlum lacteum* dans les mêmes conditions. Même à l'œil nu on distingue les zones glandulaires de ces bords qui fixent avec intensité l'acide picrique et la quinone. L'extrémité supérieure est atténuée comme l'inférieure et se termine en apparence par une petite pointe formée par le bourrelet adhésif replié sur lui-même ; elle paraît donc beaucoup moins large que le corps, à l'inverse de l'espèce

suivante et de *D. lacteum* et il est probable que les deux aires tentaculaires étroites, reconnaissables à l'interruption des glandes à leur niveau, qui la flanquent sont beaucoup moins protactiles sur le vivant. Le corps est dépourvu de toute espèce de pigment et les yeux manquent totalement.

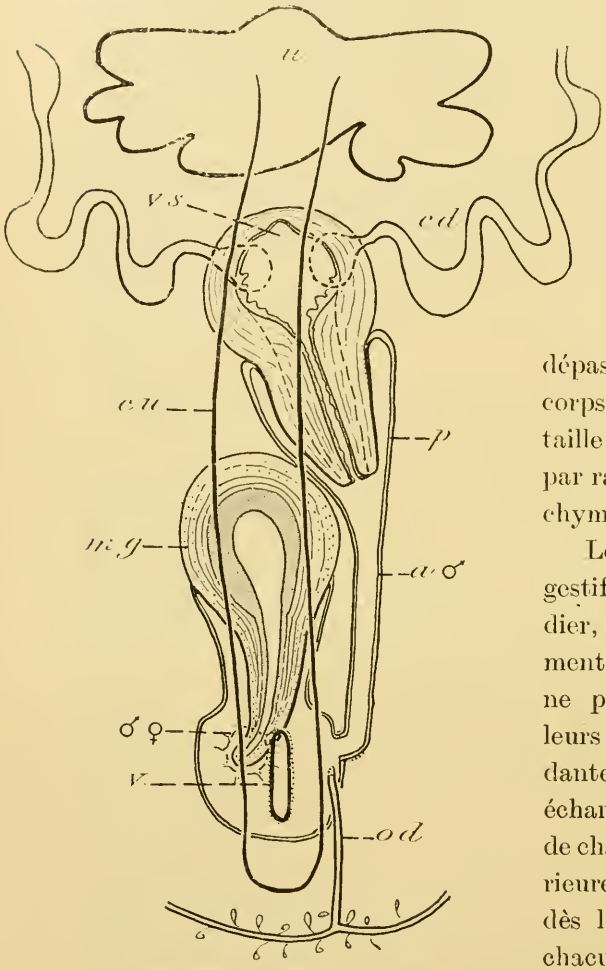


FIG. II. *Dendrocœlides Regnardi* DE BEAUCHAMP. Schéma de l'appareil copulateur vu par la face dorsale.

La bouche n'est pas beaucoup plus bas que le milieu du corps, et le pore génital au premier tiers environ entre elle et l'extrémité inférieure. Mais la longueur du pharynx ne dépasse par le 1/10 de celle du corps et d'une façon générale la taille des divers organes est petite par rapport à la sienne, le parenchyme très développé.

Les ramifications du tube digestif ne sont point aisées à étudier, car elles étaient complètement vides sur mes animaux qui ne paraissent pas trouver dans leurs grottes une nourriture abondante. J'en ai pu compter sur un échantillon monté une trentaine de chaque côté de la branche supérieure, divisées et anastomosées dès leur base, une vingtaine sur chacune des latérales, une douzaine enfin de part et d'autre du cul-de-sac inférieur qu'elles forment en se réunissant. On distingue par contre très bien par transparence les troncs nerveux longitudinaux. Les ovaires sont au-dessous des quatrième ou cinquième cæcums, les testicules petits, globuleux, très nombreux, répandus dans tout le corps mais limités à sa partie dorsale.

Le pénis (*p*) est situé nettement au-dessus de l'organe musculo-glandulaire au lieu de se superposer plus ou moins à lui sur une vue de face ou

de côté comme il est habituel (fig. II et pl. VI, fig. 14). Il est court, tronconique, sa partie libre à peu près égale au bulbe qui est d'ailleurs peu individualisé vu le très faible développement de la musculature : la couche de fibrilles en calotte qui le coiffe se prolonge longitudinalement autour de l'atrium mâle et du mince revêtement de fibres circulaires entourant son épithélium, très mince aussi à ce niveau. Sur la partie libre, petit épithélium cubique qui devient plus haut dans les culs-de-sac supérieurs ; couche de fibres circulaires sous-jacente, bien développée à ce niveau seulement, fibres longitudinales et radiaires très fines éparses dans un parenchyme compact et homogène, semblable à celui du reste du corps. La vésicule séminale (*vs*) est bien individualisée, arrondie sauf deux dépressions postérolatérales que créent les renflements terminaux des deux canaux déférents s'ouvrant à ce niveau (fig. 9, *cd*). Son épithélium est bas dans la partie supérieure, papilleux et vacuolaire dans l'inférieure où il se continue avec celui du canal éjaculateur qui forme une douzaine de plis radiaires (fig. 10 et 14 *ce*). Au fond de ces plis il est bourré de petifs grains prenant l'éosine et l'hématoxyline au fer avec intensité. Aucune glande extrinsèque. L'atrium mâle, vu la situation du pénis, se prolonge en bas en un long canal relativement étroit qui contourne à droite l'organe musculo-glandulaire (fig. 11, *a* ♂) et vient déboucher dans l'atrium commun un peu au-dessus de l'orifice extérieur (fig. 12). Son épithélium est élevé et glandulaire (il paraît ne porter de cils dans aucune de ses parties), entouré d'une musculature circulaire puis longitudinale puissante.

L'organe musculo-glandulaire, au moins aussi long que le pénis, a une cavité bien nette que tapisse un épithélium cilié bourré de granulations basophiles apportées par les glandes qui remplissent le parenchyme intérieur, mais ne franchissent pas la couche musculaire (fig. 11, *mg*). L'épithélium de l'atrium commun (*a*) où sa pointe proémine est papilleux et cilié au niveau du cul-de-sac, très plat sur tout le reste. Dorsalement à lui descend le canal utérin, sur la ligne médiane après avoir été légèrement dévié à gauche par le pénis, partant de l'utérus extrêmement lobé. Il est remarquable par sa largeur exceptionnelle qui lui fait déborder l'organe musculo-glandulaire sur lequel il se moule en croissant (fig. 9 à 13, *cu*). Epithélium bas, cilié, musculature longitudinale, puis circulaire plus forte. Comme le montre la coupe 14 et le schéma II, il se prolonge vers le bas bien au-dessous de l'atrium en un cæcum dont le rôle n'est pas aisé à concevoir, mais lui est rattaché en face l'orifice génital externe par un orifice en boutonnière (*v*, fig. 13 et fig. 14 où il est effleuré

seulement par le plan de la coupe) dont l'épithélium est papilleux et la musculature puissante, formée de fibres circulaires et longitudinales entre-croisées[1]. La pointe de l'organe musculo-glandulaire (*mg*) vient faire saillie à l'orifice génital. Enfin l'oviducte commun est un canal très mince qui vient déboucher au même niveau à droite, dans une gouttière prolongeant vers le bas l'orifice de l'atrium mâle (fig. 13 et 14 *od*), descend asymétriquement le long du cul-de-sac du canal utérin et se bifurque au-dessous en recevant les deux oviductes pairs ; à ce niveau s'insèrent les glandes érythrophiles habituelles, peu développées, comme toutes celles de l'appareil copulateur.

Dendrocœlides Collini de Beauchamp **1919**

(Pl. VI, fig. 16-18).

Type de l'espèce. — Puits du presbytère et de la gendarmerie à Saint-Seine-l'Abbaye (Côte-d'Or, France).

Département de la Côte-d'Or (France). — Puits à Sainte-Sabine, commune de Sainte-Sabine, canton de Pouilly-en-Auxois (18.V.18), n° 1009. Une dizaine d'individus, la plupart immatures.

Fontaine-abreuvoir à Cestres, commune et canton de Saint-Seine-l'Abbaye (14.V.19). Un individu sexué.

Puits de la gendarmerie, à Saint-Seine-l'Abbaye, commune et canton de Saint-Seine (2. III. 18), n° 1004. Une douzaine d'individus adultes. (14.V. 19), n° 1005. Un individu non complètement mûr, un autre très jeune.

Puits du presbytère, même localité (6. III. 18), n° 1003. Une demi-douzaine d'animaux adultes.

Puits au Charmoy, commune de Blaisy-Haut, canton de Sombernon (27.V.18, n° 1011). Une demi-douzaine d'animaux adultes.

Source à Lamargelle, commune de Lamargelle, canton de Saint-Seine-l'Abbaye (10. VIII. 19). 3 individus dont un immature.

? Puits à la gare de Gevrey-Chambertin, commune et canton de Gevrey (21.V.18), n° 1010, 2 individus immatures.

? Puits à Laignes, commune et canton de Laignes (13. IV. 18), n° 1007. Un individu immature.

1. Je désigne ce conduit d'abouchement du canal utérin dans l'atrium, distinct dans toutes les espèces et très individualisé ici, sous le nom de vagin indiquant son rôle, car c'est presque sûrement lui qui reçoit la pointe du pénis dans l'accouplement. Sans doute on a désigné sous ce nom chez les Terricoles un conduit qui reçoit l'abouchement des oviductes ; mais presque toujours ce conduit mène en même temps dans l'utérus (bien que celui-ci puisse présenter un second orifice) de sorte que les rapports sont au fond les mêmes. (Voir schémas de von Graff.

Tous les individus de 1918 ont été récoltés à l'aide de pièges dans les différents puits en question par M. Martenot, de Saint-Seine-l'Abbaye, à l'instigation de M. Paris qui a bien voulu ensuite me les communiquer. Bien que simplement conservés dans l'alcool, ils m'ont permis l'étude générale de l'espèce. Après mon affectation à Dijon, je me suis rendu avec ce dernier dans la localité principale pour chercher à m'en procurer d'autres. Des pièges posés quelques heures dans les deux puits, celui du presbytère ne fournit rien, celui de la gendarmerie ne fournit que deux individus immatures parmi de nombreux *Niphargus*. Par contre, près du hameau de Cestres, à deux kilomètres de Saint-Seine, dans la vasque d'un abreuvoir où une fontaine coule avec violence, il nous fut donné de recueillir un individu bien développé qu'accompagnaient des Bithynelles, autres animaux de sources, et toute une faune aquatique de caractère épigée parmi le sable et les algues. A noter que ces trois stations, bien que voisines, sont à des niveaux très différents et ne peuvent être alimentées par la même nappe d'eau. D'après les autres stations citées, l'animal doit être répandu dans tout le massif calcaire de la Côte-d'Or.

Dendrocœlides Collini est beaucoup plus petit que l'autre espèce, mon plus grand individu n'atteint que 15 × 5 mm. Les bords sont moins plissés, la tête paraît sur l'animal fixée beaucoup plus large, les lobes tentaculaires étant bien nets de part et d'autre du bourrelet adhésif (fig. 18 *a*). En somme son aspect à cet état ne diffère en rien de celui de *Dendrocœlum lacteum* dans les mêmes conditions. Sur le vivant, au contraire, une comparaison attentive avec cette dernière espèce montre quelques différences : les tentacules du *Dendrocœlides* sont moins saillants et moins détachés du coussinet adhésif qu'on aperçoit entre eux ; leur bord supérieur, au lieu de s'élever légèrement de dedans en dehors pour former avec le bord latéral un angle aigu est presque horizontal et s'arrondit régulièrement pour rejoindre celui-ci. Enfin le coussinet adhésif lui-même se termine par un bord à peine concave, et non pas fortement déprimé, séparé des tentacules par deux échancrures profondes, comme dans *Dendrocœlum* (pl. VI, fig. 18 *B*). Ce dernier à l'état de repos, comme beaucoup de Triclades, projette par endroits les marges du corps en petites pointes irrégulières dont l'extrémité adhère plus fortement au substratum ; cette apparence ne s'observe pas chez *Dendrocœlides Collini*, eu égard probablement à l'épaisseur plus grande de ces bords. Enfin l'absence d'yeux est, bien entendu, le principal caractère distinctif. Couleur blanc de lait.

La bouche est à peine au-dessous du milieu du corps, l'orifice génital un peu plus rapproché d'elle que de l'extrémité. Le pharynx atteint cette fois le sixième de la longueur totale. Les cæcums digestifs sont de chaque côté une vingtaine sur la branche supérieure, autant ou un peu plus sur l'inférieure, quatre ou cinq sur le tronc de réunion. L'ovaire est au-dessous du troisième ou du quatrième. Les testicules sont là aussi petits et nombreux dans tout le corps, mais ventraux aussi bien que dorsaux.

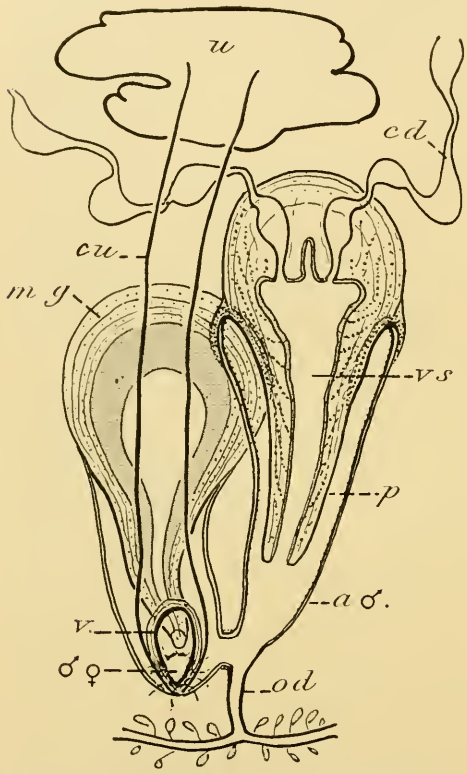


Fig. III. *Dendrocœlides Collini* de Beauchamp. Schéma de l'appareil copulateur vu par la face dorsale.

Le pénis (*p*) est plus allongé que dans l'autre espèce, franchement tubuleux à l'extrémité et descend dans l'atrium mâle presque jusqu'à son orifice. Bien que plus dorsal et plus à droite, il apparaît en partie superposé à l'organe musculo-glandulaire sur la vue de face (fig. III). La partie libre est au moins double du bulbe. Dans celui-ci la vésicule séminale (*vs*, fig. 17) comprimée dorso-ventralement, occupe une place relativement restreinte ; toute la partie supérieure, entourée d'une musculature très faible, est occupée par du parenchyme et traversée de haut en bas par les deux canaux déférents, presque parallèles, qui s'ouvrent côte à côte dans le fond de la vésicule. Ils présentent là aussi des dilatations, bien visibles sur l'animal entier, et leur épithélium assez épais est cilié. Celui de la vésicule est bas, à peine papilleux (mais on trouve dans la lumière chez ces individus mal fixés un coagulum auquel il a dû participer), et se continue avec celui du canal éjaculateur qu'aucune démarcation nette ne sépare de la vésicule. Sa portion distale forme aussi des plis radiaires (fig. 16, *ce*) mais au nombre de cinq ou six seulement. De très petites glandes formant des traînées de grains érythrophiles viennent s'y ouvrir, traversant la masse du pénis, mais n'en sortant pas. La couche musculaire

circulaire est très développée sur le tiers supérieur de l'organe seulement et se réfracte sur les culs-de-sac de l'atrium mâle, au niveau où se prolongent autour de celui-ci les fibres de la calotte, et où passe la coupe de la figure 16. La musculature longitudinale est diffuse. L'épithélium est tout à fait bas sur le pénis, un peu plus haut et cilié sur l'atrium (*a* ♂ fig. 17) où s'ouvrent de petites glandes granuleuses, comme celles que nous venons de décrire.

L'organe musculo-glandulaire est plus globuleux que dans *D. Regnardi*, mais analogue par sa cavité très développée et l'absence de glandes extrinsèques. L'épithélium de l'atrium commun, non distinct comme dans les espèces voisines de l'atrium femelle, est plat dans le haut, papilleux près des orifices. Le canal utérin est moins large que chez *D. Regnardi*, tapissé d'un épithélium cubique qu'entoure une musculature circulaire et longitudinale, et forme à peine cul de sac à son extrémité inférieure. Il se réunit à l'atrium par un vagin perpendiculaire, très court mais entouré d'une musculature circulaire extrêmement puissante, très caractéristique de l'espèce (fig. III et 17, *v*). Dans tous mes échantillons, j'ai trouvé la pointe de l'organe musculo-glandulaire engagée dans ce canal, comme le montre cette dernière figure. Ceci vient à l'appui de l'hypothèse d'après laquelle cet organe aurait pour rôle d'aller puiser le sperme dans l'appareil mâle du copulant et de l'injecter ensuite dans la bourse copulatrice, « utérus », de son porteur, suppléant ainsi le pénis de celui-là. Cette théorie s'applique encore mieux à *D. Regnardi* : on comprend, en effet, difficilement comment chez cette espèce le pénis massif que nous avons décrit pourrait s'allonger assez pour traverser tout le conduit étroit qui représente l'atrium mâle, puis les deux atriums communs, et pénétrer encore profondément dans le canal utérin du conjoint.

L'atrium mâle débouche dans l'atrium commun au niveau de l'orifice génital externe, sans différenciation autre qu'une musculature peu développée. C'est tout près de son embouchure, mais nettement encore sur son domaine, que débouche l'oviducte commun (fig. III et 17, *od*), contrairement à ce qui existe chez *D. Regnardi*, mais en conformité avec ce que nous allons trouver chez les *Dendrocœlum*. Il se bifurque un peu plus bas comme dans l'autre espèce.

J'ai exposé plus haut les rapports des trois espèces connues de *Dendrocœlides* et le rapprochement qu'on peut faire entre leur répartition géographique et l'évolution de leur appareil copulateur.

Genre **DENDROCŒLUM** Oersted **1844**

Dendrocœlum lacteum (O.-F. Müller 1773)

(Pl. V, fig. 12).

Provinz Krain (*Autriche*). — Crna jama, commune d'Adelsberg (Postojna), Bezirk Adelsberg (27.IV.14), n° 774. Quatre individus, mêlés à ceux de l'espèce suivante.

Répartition géographique. — Répandu dans toute l'Europe, mais ne semble pas avoir été signalé ailleurs avec certitude. J'ai dit plus haut que sa présence en Amérique du Nord n'était pas établie par les documents publiés. Fréquente aussi bien les eaux stagnantes et chaudes que les ruisseaux où on le rencontre parfois mêlé aux espèces sténothermes, et la profondeur des lacs (voir plus haut). Se reproduit en toutes saisons.

Les quatre individus dont il s'agit se confondaient par leur taille et leur forme à l'état fixé à peu près parfaitement avec les échantillons de *D. tubuliferum*, dont la présence des yeux seule permettait de les distinguer, d'autant plus que deux d'entre eux, faisant partie d'un lot simplement fixé à l'alcool, se trouvaient en fort mauvais état. La tête est pourtant nettement plus large que dans l'autre espèce et sur un individu monté (fig. 12) s'arrondissait presque régulièrement en arc de cercle, au milieu duquel se détachait le croissant formé par le bourrelet adhésif, plus grand que chez *D. tubuliferum* et nettement godronné. L'aspect est donc très différent de celui du vivant, ce qui tient surtout à la rétraction des tentacules et à l'étalement du bourrelet. J'ai eu, d'ailleurs, des aspects absolument semblables en fixant au Bouin alcoolique des échantillons de Paris, et l'anatomie d'un individu mis en coupes ne différait en rien de la leur. Il n'est pas utile que j'en rappelle ici les détails classiques, d'autant plus que je serai obligé de les citer par comparaison pour établir les caractères de l'espèce suivante.

Il n'est point étonnant de rencontrer dans une grotte *D. lacteum*, vu la grande tolérance vis-à-vis des conditions d'existence que nous rappelions plus haut et qui n'est guère dépassée que par celle de *Polycelis nigra*. Il est curieux de constater que le séjour dans le milieu souterrain n'a pas entraîné, comme celui de la profondeur des lacs, la perte des yeux, d'autant plus qu'il vivait avec une espèce franchement obscuricole et aveugle. Sans doute s'agit-il d'individus entraînés. Jeannel et Racovitza (1918)

ont noté que leur récolte comprenait des Planaires blanches et d'autres colorées. Cette différence est certainement due à la nourriture, car *D. lacteum* et *D. tubuliferum* sont l'un et l'autre sans pigment propre [1].

Dendrocœlum tubuliferum de Beauchamp **1919**

(Pl. V, fig. 5 a 11).

Type de l'espèce. — Crna jama, commune d'Adelsberg (Postojna), Bezirk Adelsberg, Provinz Krain, Autriche (27. IV. 14), n° 774. Vingt-cinq individus dont quatre non sexués.

Les individus de cette récolte sont longs en moyenne de 7 ou 8 mm. sur une largeur de 2,5 à 3. L'extrémité inférieure est effilée, la tête est plutôt arrondie mais très polymorphe grâce aux aspects variés du bourrelet adhésif. Tantôt celui-ci est étalé en un simple croissant plus mince que chez *D. lacteum* et non godronné, soit qu'il occupe directement le bord frontal (fig. 10), soit qu'il se trouve au fond d'une dépression créée par les muscles longitudinaux (fig. 11). Tantôt il est replié en formant une pointe qui peut elle-même être saillante ou dans une semblable dépression (fig. 9) ou même mieux refermé, simulant une ventouse arrondie ou une fente longitudinale. Les tentacules, reconnaissables seulement à l'absence de glandes à leur niveau, paraissent moins protractiles que chez *lacteum* et ses congénères cavernicoles déjà connus. La tendance au rabattement et au festonnement des bords est moins accusée aussi, quoiqu'encore nette.

L'orifice buccal est situé vers le début du tiers inférieur, l'orifice génital au milieu de celui-ci. Le nombre de cæcums est 10 à 14 (de chaque côté), sur la branche supérieure, 13 à 18 sur les latérales. La réunion de celles-ci paraît constante, mais se fait de façon très variable : tantôt par anastomose simple ou multiple, les extrémités restant distinctes, tantôt par inosculation en un arc de cercle régulier, tantôt par fusion en un véritable cul-de-sac impair, portant une ou deux paires de cæcums, jamais aussi développé que chez *Dendrocœlum Mrazeki* d'après Vejdovsky ou nos deux espèces de *Dendrocœlides*. On sait que Steinmann trouve la réunion exceptionnelle chez *D. infernale*. J'ai déjà dit que ce caractère me paraît très fréquent chez *D. lacteum*. Des anastomoses supplémentaires existent souvent entre le pharynx et l'utérus et au-dessus de l'orifice génital.

1. Il y avait peut-être dans cette station une troisième espèce. Dans une ancienne série de coupes fort incomplète et dont le sujet n'avait pas été étudié *in toto*, je constate un pénis cylindrique traversé par un mince canal et qui n'appartient certainement pas à un *Dendrocœlum*, mais suggère *Pl. albissima* Vejdovský. Je ne puis rien préciser dans ces conditions.

Les ovaires sont au-dessous des deuxième ou troisième cæcums, les testicules dorsaux et ventraux.

La longueur du pénis et l'individualisation de la vésicule séminale (fig. IV et pl. V, fig. 7 et 8), distinguent nettement *D. tubuliferum* des autres espèces du genre. L'organe se divise en trois parties : bulbe, pénis proprement dit, flagellum. Au début de la seconde on observe souvent une constriction, encore plus marquée que sur la figure IV, qui l'individualise tout à fait nettement. A l'intérieur du bulbe, peu musculeux, les canaux déférents (*cd*) débouchent de part et d'autre dans la vésicule (*vs*) qu'ils rétrécissent ; leur épithélium est élevé et cilié, celui de la vésicule papilleux et vacuolaire sauf en arrière (comme dans *D. lacteum*, et à l'inverse de *D. infernale*). De plus elle reçoit de très nombreuses glandes extrinsèques sidérophiles, très serrées dans le bulbe, éparses en dehors. Au-dessous commence le pénis proprement dit, cylindrique et formé d'un parenchyme clair, mais compact, que traversent des fibrilles radiaires et surtout longitudinales. A la périphérie, ces dernières se condensent en une couche mieux définie, en continuité avec certaines de celles qui entourent le bulbe ; elle est elle-même entourée d'une couche circulaire épaisse et très régulière, et celle-ci d'un épithélium cylindrique, élevé, portant de longs cils dont les bâtonnets et les racines sont parfaitement nets. L'épithélium du canal éjaculateur est, au contraire, très plat et difficile à dis-

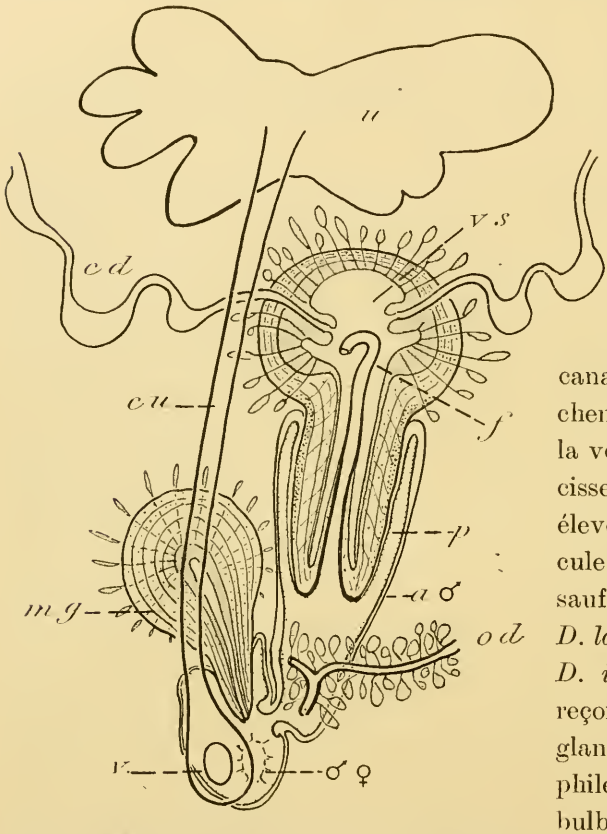


FIG. IV. *Dendrocœlum tubuliferum* DE BEAUCHAMP. Schéma de l'appareil copulateur vu par la face dorsale. Pour ne pas surcharger la figure, l'oviducte gauche a été réduit à son point d'abouchement.

tinguer du parenchyme, lequel forme à l'intérieur quelques plis longitudinaux sans régularité (fig. 6).

En descendant vers le bas, on voit le pénis se rétrécir et la musculature circulaire s'amincir. Le point où elle disparaît complètement marque la limite de la partie invaginable qu'on pourrait à la rigueur regarder tout entière comme représentant le flagellum. Celui-ci, beaucoup plus simple que dans les autres espèces du genre, est en effet un prolongement tubuleux du pénis qui se présente habituellement retourné à l'intérieur de sa cavité (fig. IV, *f*). La base montre encore le parenchyme et les fibrilles longitudinales compris entre l'épithélium externe (avant invagination) élevé, l'épithélium interne bas ; l'extrémité, le flagellum *sensu stricto* n'est plus qu'un simple tube membraneux dont la paroi, mince et très difficile à étudier, paraît d'abord réduite à une double cuticule très chiffonnée, mais renferme encore des noyaux et des fibres musculaires, grâce auxquelles elle est sujette aux variations de forme et de position les plus déconcertantes. Quand elle est dévaginée, elle peut prolonger le pénis ou se replier simplement à son côté (fig. 5, *f*), elle peut aussi se dilater en une sorte de vésicule membraneuse. Sur d'autres individus le flagellum est invaginé à partir d'un point quelconque et se présente au milieu de la coupe transversale du pénis (fig. 6) ; mais la contraction due à la fixation est telle qu'il se produit souvent des accidents : chez l'individu de la figure 7 l'extrémité tubuleuse brusquement retournée (*f*) a crevé la paroi du pénis et fait hernie dans l'atrium mâle, rompue d'ailleurs à sa base. Chez un autre, elle est remontée dans la vésicule, offrant le rapport normal chez *D. lacteum* et similaires que j'ai schématisé dans la figure IV, mais de la même façon elle en a effondré la paroi, sa pointe pénétrant dans le parenchyme. Enfin sur un autre, je n'ai pu retrouver ce processus tubulaire évidemment amputé par la contraction, soit lors de la fixation, soit peut-être dans un accouplement antérieur.

Tout cela montre qu'il faut y regarder à deux fois avant de décrire un aspect du flagellum comme caractère spécifique. En particulier, je l'ai vu souvent chez *Dendrocœlum lacteum* se présenter invaginé sur les coupes longitudinales avec l'aspect « en tulipe » que STEINMANN a donné comme caractéristique de *D. infernale* (heureusement reconnaissable à d'autres caractères) et non les bords évasés que lui attribuent d'habitude les auteurs dans cette espèce. Sa manière d'être chez *D. tubuliferum* nous fixe aussi sur ses homologies et montre, contrairement à VON GRAFF (p. 3055), qu'il représente bien l'extrémité invaginée du pénis et non un diaphragme

existant à son intérieur et devenu tubuleux. En faveur de cette dernière hypothèse on pouvait faire valoir deux arguments : d'abord le flagellum des *Dendrocœlum* connus antérieurement s'insère au col de la vésicule, dans laquelle il proémine, non à la pointe du pénis dont il est séparé par un canal fort court. Mais le flagellum épais une fois dévaginé, le pénis devient absolument semblable à un pénis séparé en deux parties par un étranglement comme celui de *Pl. Brementi*, et il est clair que les parois de ce canal sont simplement les lèvres protractées de l'orifice d'invagination, grâce auxquelles l'extrémité morphologique paraît devenue interne. On peut dire aussi, et c'est l'argument de VON GRAFF, que dans un pénis invaginé (il cite celui de *Sorocelis tigrina* d'après SABUSSOW) on retrouve à l'intérieur l'épithélium externe tandis que les vrais flagellums sont tapissés sur leurs deux faces par l'épithélium interne. Ceci prouve simplement que, une fois l'invagination devenue durable, l'extrémité s'est adaptée aux nouvelles conditions dans lesquelles elle se trouvait, de même qu'elle a différencié chez *D. lacteum* et *infernale* des bourrelets circulaires saillants qui n'existent pas encore dans notre espèce ; du reste le tube terminal de notre espèce est semblable sur les deux faces. Enfin physiologiquement, comme l'a montré BURR, le flagellum sert à prolonger le pénis pendant l'accouplement, pour pénétrer jusque dans le canal utérin et l' « utérus » lui-même du conjoint. On conçoit très bien que le pénis se soit allongé dans ce but, puis que la pointe soit revenue à l'intérieur pour se loger (et remplir secondairement le rôle de valvule), beaucoup moins qu'un diaphragme intérieur se soit adapté à cette fonction.

L'atrium mâle a un épithélium cilié, bas dans la partie supérieure et surtout en arrière, élevé et glandulaire dans l'inférieure où les fibres circulaires qui l'entourent (doublées elles-mêmes de muscles longitudinaux éparpillés), se condensent en un véritable sphincter autour du point de jonction avec l'atrium commun. Cet orifice (fig. 7) a des bords légèrement éversés mais ne forme pas une papille saillante dans celui-ci, presque un second pénis, comme dans *D. lacteum*. L'oviducte commun vient s'y ouvrir, au beau milieu du sphincter (*od*). Ce rapport est le même dans *D. lacteum*, où l'a bien vu IJIMA (la figure et la description de HALLEZ dans la *Zoologie descriptive* de BOUTAN sont inexactes à ce point de vue) ; mais tandis que dans cette espèce l'oviducte commun descend à partir de son point d'abouchement jusqu'au point de réunion des oviductes pairs situés au-dessous de l'atrium commun, dans la nôtre il remonte légèrement, ce point de réunion étant dorsal par rapport à l'atrium mâle. Toutes

ces parties sont entourées d'une couche épaisse de glandes érythrophiles (*go*), plus développées que dans toutes les espèces que nous avons vues.

L'organe musculo-glandulaire (*mg* fig. 5 et 7) est peu caractéristique : il est relativement petit, son bulbe presque globuleux entouré de nombreuses glandes extrinsèques qui traversent la musculature pour s'ouvrir dans la lumière, très étroite et peu visible. Elle ne devient nette que dans la pointe dont l'épithélium cilié a ses corps cellulaires émigrés dans le parenchyme (« eingesenkt ») ainsi que les culs-de-sac adjacents de l'atrium. Le reste de celui-ci présente, au contraire, un bel épithélium cubique à noyaux alignés, également cilié. Il est analogue dans le canal utérin qui vient s'y réunir à ce niveau par un vagin bien différencié là encore (fig. 8, *v*), à musculature circulaire et radiaire puissante. Plus haut ce canal est étroit et suit le bord gauche de l'atrium mâle (fig. 5, *cu*). L'utérus apparaît tantôt arrondi, tantôt lobé suivant son état de distension antérieur sans doute, ce caractère n'a pour moi pas de valeur.

Il nous reste une question à discuter, celle des rapports de notre forme avec la seule Planaire antérieurement connue dont on puisse la rapprocher, *Planaria vitta* Dugès. Cette espèce comme nous l'avons dit plus haut, a été vue par de nombreux auteurs, surtout en Allemagne et en Bohême, et sa répartition s'étend depuis l'île de Rügen jusqu'au Léman et à Montpellier où se trouvait la station originale qui n'a point été revue. Tous l'ont identifiée uniquement d'après ses caractères extérieurs : taille petite, couleur blanche, bords linéaires, tête arrondie formant au milieu une dépression avec une petite pointe saillante (à peu près l'aspect de notre figure 9 avec l'étalement plus grand des lobes sensoriels sur le vivant), yeux très rapprochés de la ligne médiane. En effet, on ne la rencontre presque jamais à l'état sexué, et le seul qui ait vu ses organes copulateurs est Vejdovsky qui en a fourni à Böhmig un schéma pour la *Süsswasserfauna Deutschlands* (**1909**, p. 158, fig. 263). Or, ce schéma montre le pénis prolongé par un long tube membraneux [1], et Böhmig émet l'idée que ce peut être un flagellum dévaginé, auquel cas il faudrait placer l'espèce dans le g. *Dendrocœlum* (ce qui montre d'ailleurs qu'il partage les idées émises plus haut sur les homologies du flagellum). Du reste l'espèce a déjà été rangée dans ce genre, pour son seul aspect extérieur, par Stimpson et

1. Sabussow (**1903**) figure aussi chez sa *Planaria Dybowskyi* du Baïkal, espèce aveugle, un pénis terminé par un tube assez analogue à celui que nous avons décrit. Mais il ne dit pas (même dans le texte russe *in-extenso*) qu'elle soit invaginable, et cette espèce se place tout à fait à part par la réduction de la partie libre du pénis et l'énorme développement du bulbe musculaire cylindrique, traversé par les canaux déférents, qui la précède. C'est d'ailleurs une *Planaria* sans organe musculo-glandulaire.

par HALLEZ notamment. Sur la vue de cette figure, j'avais d'abord considéré mon espèce comme une simple race aveugle de la *Pl. vitta* ; sans doute elle indique un oviducte commun qui remonte au lieu de descendre pour s'ouvrir dans l'atrium commun et non dans l'atrium mâle ; mais ce sont des détails pour lesquels on peut difficilement se fier à un schéma fait par transparence, comme paraît l'avoir été celui-là. D'autre, part *Pl. vitta* étant, comme on sait, le Triclade dont les yeux sont le plus simples, leur atrophie dans le milieu hypogée est aisée à concevoir (BORNHAUSER les a déjà trouvés très peu visibles dans certains échantillons, provenant d'un ruisseau bien éclairé d'ailleurs), et l'espèce a été signalée avec prédilection dans des sources et même dans des grottes.

Le mémoire d'ENSLIN (**1906** *b*) m'a forcé à abandonner cette identification. Ayant coupé des individus asexués de la Sophienhöhle, cet auteur trouve en effet que les couches longitudinale et circulaire internes de la musculature pharyngienne sont bien distinctes, et insiste sur le fait que c'est là un caractère de *Planaria*. Or, dans mes individus fibres circulaires et longitudinales s'entre-croisent, comme dans les *Dendrocœlum*. Ce caractère, certainement spécifique en admettant même qu'il ne soit pas générique, m'a forcé à créer un nom nouveau. Je ne puis toutefois me défendre d'un doute : tous les auteurs qui ont cité la *Pl. vitta* d'après des caractères extérieurs qu'ils reconnaissent eux-mêmes assez variables, ont-ils bien vu la même espèce ? Et en particulier celle dont ENSLIN décrit le pharynx est-elle celle dont VEJDOVSKY figure l'appareil copulateur ? En admettant qu'il y en ait deux, laquelle doit garder le nom de DUGÈS ? Autant de questions qui ne peuvent être tranchées que par l'étude d'un vaste matériel de provenance variée. J'espère le faire en un temps plus favorable aux rapports internationaux [1].

Genre **POLYCELIS** EHRENBERG **1831**

Polycelis felina (Dalyell 1814)

Département de l'Ariège (France). — Ruisseau souterrain d'Aulot, commune et canton de Saint-Girons (14. IX. 09), n° 293. Une quinzaine

1. Au moment de donner ce travail à l'impression, je reçois, grâce à l'obligeance de M. P. STEINMANN d'Aarau un précieux matériel de comparaison, notamment des *Pl. vitta* non sexuées provenant de la fontaine de l'Université, à Bâle. Ces animaux, probablement identiques à ceux d'ENSLIN, n'ont rien à faire avec *D. tubuliferum* ni par la forme générale (plus petite, plus allongée, à bords plats et tête régulièrement arrondie), ni par le pharynx, du type planarien. La question des individus sexués de VEJDOVSKY reste entière.

d'individus ne dépassant par 6-7 mm., sans doute tous asexués.

Répartition géographique. — Connu dans toute l'Europe moyenne, probablement encore plus répandu. N'est nullement une espèce rare, ni une espèce de montagne.

Cette forme, à laquelle j'ai restitué en **1919** le nom de DALYELL en échange du nom deux fois préoccupé de JOHNSON (*cornuta*) sous lequel elle est désignée dans la vaste littérature des Planaires de montagne, doit être considérée comme une des plus communes dans nos régions. Elle a été trouvée dans ces dernières années en de nombreuses stations par tous ceux qui se sont donné la peine de la chercher et bien qu'elle fuie les eaux trop échauffées et peut-être polluées, on est à peu près sûr de la trouver partout, non seulement dans les sources mais dans tous les ruisseaux des régions boisées. Il est donc tout naturel de la voir pénétrer dans les grottes, d'autant plus que VIRIEU, VANDEL et moi-même avons fait justice de la conception des auteurs allemands d'après laquelle elle éviterait les eaux calcaires ; elle est en particulier extrêmement répandue en Côte-d'Or dans des eaux déposant du tuf (PARIS). Les individus d'Aulot étaient tout à fait normaux et ne montraient aucune trace de régression dans les yeux ni dans le pigment. *P. felina* était également abondant dans la source de Lamargelle où M. PARIS l'été dernier a retrouvé *Dendrocœlides Collini*.

Triclades complètement indéterminables

Département du Var (*France*). — Puits du Beausset, canton du Beausset (été 1907), n° 221. Fragments d'un seul animal complètement désagrégé.

Département des Basses-Pyrénées (*France*). — Grotte de Bétharram, commune d'Arthez et Asson, canton de Nay (Ouest) (14.VIII.13), n° 648. 4 individus immatures.

Triclades très jeunes, sans aucune trace d'appareil génital ni différenciation céphalique visible, *dépourvus d'yeux*. Peuvent être la *Planaria Brementi*, également pyrénéenne, ou tout autre chose.

Département de la Dordogne (*France*). — Grottes du Souci, commune de Cabjac, canton de Savignac-les-Eglises (28.VII.15), n° 800. 4 ou 5 individus.

Fragments en très mauvais état d'animaux allongés, présentant deux yeux écartés. Très probablement *Dendrocœlum lacteum*. D'ailleurs forme lucicole entraînée d'après BREUIL.

Turbellariés rhabdocœles

Dalyelliidés

Provinz Krain (*Autriche*). — Podpeč Höhle, commune de Widem, bezirk Gottschee (3.V.14), n° 779. Un individu immature.

Ce Rhabdocœle, long d'un peu plus d'un millimètre, peut être rapporté à peu près sûrement à la famille des Dalyelliidés (qui comprend les espèces rangées autrefois dans le genre *Vortex*), par son pharynx ovoïde, en tonnelet, dont la longueur est environ le quart de celle du corps. Le point intéressant est qu'il n'a pas d'yeux, tandis que le g. *Dalyellia* auquel il paraît appartenir par sa forme ovoïde, inférieurement acuminée, en possède toujours. Le genre voisin *Phœnocora* compte, il est vrai, quelques espèces aveugles, mais celles-ci ont une extrémité inférieure brusquement tronquée, avec une petite pointe médiane assez caractéristique.

Il existe certainement des Rhabdocœles adaptés à la vie hypogée. Mais en dehors du *Vortex cavicolens* de Packard (1879 et 1883), décrit dans une caverne du Kentucky, aveugle mais parfaitement impossible à identifier, on ne semble avoir signalé, comme dépourvues d'yeux que des espèces des puits et sources, *Prorhynchus putealis* Haswell et *P. fontinalis* Vejdovsky, les Cyclocœles *Bothrioplana Semperi* et *Euporobothria dorpatensis* M. Braun, etc. Des espèces oculées vivent d'ailleurs aussi dans ces milieux. La perte des yeux s'observe comme pour les Triclades chez des variétés des sources et de la profondeur des lacs : *Gyratrix hermaphrodita cœca* (Vejdovsky) et, comme pour eux la forme aveugle se rencontre aussi dans des eaux épigées. Enfin la cécité des espèces de *Phaenocora* mentionnées plus haut est envisagée par Sekera comme liée à la vie dans la vase. (Voir pour les références von Graff (1904-08), p. 2562 s.)

Hirudinées arhynchobdelles

Remarques générales

Le matériel de Biospeologica ne m'a fourni, en huit stations, que deux espèces d'Hirudinées appartenant toutes deux au genre *Herpobdella*. Encore l'identification de la moins commune des deux m'a-t-elle causé quelques hésitations. Celle des animaux de ce groupe et surtout de cette famille est, en effet, même pour les formes indigènes, encore entourée de

difficultés, ce qui peut paraître étonnant pour des bêtes aussi grosses et aussi banales. La preuve en est que JOHANSSON, spécialiste pourtant éminent, a été obligé un an après avoir rédigé le fascicule des Hirudinées dans la *Süsswasserfauna Deutschlands*, de modifier complètement sa nomenclature, tant pour les noms des espèces que pour leur extension relative (**1910** *a* et *b*) ; avant lui R. BLANCHARD avait décrit *Herpobdella lineata* O. F. MÜLLER successivement sous trois noms différents et en avait fait un genre spécial (*Dina*) que JOHANSSON n'admet qu'avec réserves, de même qu'il avait inverti les noms des deux variétés d'*octoculata*.

En effet, l'on cherche en vain dans les Herpobdellidés des caractères spécifiques constants. L'ornementation externe est très variable, les limites des somites sur lesquelles tout repose en général difficiles à apprécier, les anneaux qui les forment souvent divisés par des plis superficiels dus à la contraction et qui interfèrent avec leurs subdivisions décrites comme permanentes, les anomalies sur le nombre des yeux sont fréquentes. Enfin la position des deux orifices génitaux n'a qu'une fixité très relative, ainsi qu'il résulte des figures et descriptions même de JOHANSSON. Aussi ROUSSEAU (**1913**), en résumant en synopsis les travaux de celui-ci, a-t-il eu grand tort d'indiquer comme caractère absolu d'*H. lineata* la présence d'un seul anneau entre les orifices, alors qu'on en peut trouver jusqu'à 4 d'après l'auteur suédois ! De même la variété *Meyeri* BLANCHARD d'*H. octoculata*, caractérisée par deux anneaux seulement d'écart entre les pores génitaux, passe pour rare. Frappé de ce que presque tous les individus de BIOSPEOLOGICA paraissaient appartenir à cette forme, j'ai recherché ce caractère dans les Herpobdelles des environs de Paris et l'ai rencontré dans la moitié au moins des exemplaires ! Il est fort désirable que JOHANSSON nous fournisse de bons caractères anatomiques pour identifier sûrement ces espèces à défaut de caractères extérieurs.

Deux espèces d'Hirudinées ont jusqu'à présent été décrites comme cavernicoles. *Typhlobdella Kovatsi* Diesing de la grotte de Baradla (Hongrie) est citée dans la révision de ROUSSEAU comme une variété aveugle d'*Hœmopis sanguisuga* L. S'il avait pris la peine de lire le travail de BLANCHARD (**1892**) qui a établi cette synonymie et qui a eu entre les mains un exemplaire original de DIESING, il aurait vu qu'il ne s'agissait même pas d'une variété, mais d'individus normaux de cette espèce dont les yeux avaient échappé au premier descripteur ! Au contraire l'*Herpobdella* (*Dina*) *Absoloni* JOHANSSON (**1913**), provenant de diverses grottes de

l'Herzégovine (Popovo Polje en particulier) et trouvée également par Mrazek (**1913**) au Monténégro, est une espèce bien caractérisée et nettement adaptée à la vie cavernicole (dépigmentation totale et absence d'yeux) qu'il y aura lieu de rechercher dans les Balkans et en dehors d'eux.

Genre **HERPOBDELLA** de Blainville 1818

Herpobdella octoculata (Linné 1758)

Provinz Krain (*Autriche*). — Crna jama, commune d'Adelsberg (Postojna), Bezirk Adelsberg (27. IV. 14), n° 774. 6 individus moyens, gris clair. Deux anneaux entre les orifices génitaux. Yeux normaux.

Provinz Krain (*Autriche*). — Podpeč Höhle, commune Widem, Bezirk Gottschee (3. IV. 14), n° 779. 15 échantillons de grande taille, gris clair. Deux anneaux entre les orifices génitaux. Yeux bien visibles, surtout chez les jeunes.

Département de la Côte-d'Or (*France*). — Puits à Perrigny-lès-Dijon, commune de Perrigny, canton de Dijon-Sud (20. VI. 16), n° 842. Un petit individu, peu pigmenté. Deux anneaux entre les orifices génitaux. Yeux normaux.

Département de la Dordogne (*France*). — Grotte du Souci, commune de Cubjac, canton de Savignac-les-Eglises (28. VIII. 15), n° 800. 3 individus. L'un assez petit, dos très pigmenté (var. *atomaria* Carena), yeux normaux sauf l'absence de l'un de ceux de la paire supérieure droite. Les deux autres très jeunes. Deux anneaux entre les orifices génitaux.

Département du Doubs (*France*). — Source Berget, commune d'Arcier, canton de Besançon-Nord (21. X. 15 ; 11. VIII. 16 ; 3. X. 17), n° 881. Un individu moyen, tout à fait blanc dans l'alcool. Yeux normaux, deux anneaux entre les orifices génitaux [1].

Département de la Haute-Saône (*France*). — Puits de Brévilliers, commune de Brévilliers, canton d'Héricourt (7. IV. 16), n° 811. Un individu de grande taille, peu pigmenté. Yeux normaux, deux anneaux entre les orifices génitaux.

Département du Lot (*France*). — Gouffre de Padirac, commune de Padirac, canton de Gramat (3 et 4. X. 08), n° 245. 3 individus moyens, légères traînées de pigment noir sur le dos. Deux anneaux (2 1/2 dans l'un)

1. Sollaud (*in* Jeannel et Racovitza **1918**) signale dans la même source *Haemopis sanguisuga* (L.).

entre les orifices génitaux. Yeux normaux (réduits à 6 dans l'un). Cités par JEANNEL (**1910**) sous le nom de *Bdellostoma* (?).

La plus commune des Hirudinées indigènes, répandue dans toute l'Europe, eaux courantes et stagnantes.

Herpobdella testacea (Savigny 1820)

Département du Lot (*France*). — Gouffre du Saut de la Pucelle, commune et canton de Gramat (8. I. 13), n° 617. Un individu court (32 mm.), le quart supérieur cylindrique, le reste aplati à bords tranchants seulement près de la ventouse inférieure. Quatre anneaux entre les orifices génitaux. Yeux normaux, sauf l'absence d'un de ceux de la paire supérieure droite.

Département du Tarn-et-Garonne (*France*). — Grotte de Saint-Géry, canton de Loze, commune de Caylux (4. I. 13), n° 611. Un individu cylindrique dans presque toute sa longueur (38 mm.), gris avec une ligne médiane dorsale un peu plus claire. Cinq anneaux entre les orifices génitaux. Je n'ai pu voir les yeux, mais ceci ne tient probablement qu'à l'épaisseur et à la forte contraction de l'extrémité céphalique.

Probablement même répartition qu'*octoculata*, mais mal connue parce que longtemps confondue avec elle (voir JOHANSSON). Comme je l'ai dit plus haut, je sépare l'espèce de la précédente uniquement par la différence — relative — du nombre des anneaux entre les orifices sexuels, les autres caractères ne donnant rien. Le premier individu en particulier est impossible à distinguer extérieurement des *octoculata* de certaines stations. Celui de Saint-Géry évoque mieux la description de JOHANSSON.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1913. BEAUCHAMP (P. DE). Turbellariés, Trématodes et Gordiacés. (*Voyage de Ch. Alluaud et R. Jeannel en Afrique Orientale. Résultats scientifiques.* 22 p., 1 pl., Paris.)

1919. — Diagnoses préliminaires de Triclades obscuricoles. (*Bull. Soc. Zool. France*, XLIV, p. 243-51.)

1911. BERNINGER (J.). Ueber die Einwirkung des Hungers auf Planarien. (*Zool. Jahrb., Abt. allg. Zool.*, XXX, p. 181-216.)

1892. BLANCHARD (R.). Courtes notices sur les Hirudinées. II. Sur la *Typhlobdella Kovatsi* Diesing. (*Bull. Soc. Zool. France*, XVII, p. 35-39.)

1909. BÖHMIG (L.). Turbellaria, Strudelwürmer. II. Tricladida. (*Süsswasserfauna Deutschlands*, XIX, p. 147-76.)

1913. Bornhauser (K.). Die Tierwelt der Quellen in der Umgebung Basels. (*Intern. Rev. ges. Hydrobiol. u. Hydrogr.*, biol. Suppl. V, 90 p., 2 pl.)

1884. Braun (M.). Physikalische und biologische Untersuchungen im westlichen Teile des finnischen Meerbüsens. (*Arch. f. Naturk. Livonien, Esthonien u. Kurlands* [2], X, p. 1-128.)

1892. Chichkoff (G.). Recherches sur les Dendrocœles d'eau douce (Triclades). (*Arch. Biol.* XII, p. 435-566, pl. XV-XX.)

1830. Dugès (A.). Aperçu de quelques observations nouvelles sur les Planaires et plusieurs genres voisins. (*Ann. Sc. natur.* [1], XXI, p. 79-91, pl. II.)

1906 *a*. Enslin (E.). *Dendrocœlum cavaticum* Fries. Verbreitung in der schwäbischen Alb. Anatomie nebst Bemerkungen uber die Reduktion der Augen. Systematische Stellung. (*Jahresh. Ver. vaterland. Naturk. Württembergs*, LXII, p. 312-60, 1 pl. et 1 carte.)

1906 *b*. — Die Höhlenfauna der fränkischen Jura. (*Mitt. kön. Natural. Kab. Stuttgart*, XXXVIII, et *Abhandl. Naturh. Ges. Nürnberg*, XVI, 67 p.)

1879 *a*. Fries (S.). Mitteilungen aus dem Gebiete des Dunkelfauna. 3. *Planaria cavatica* (*Zool. Anz.* II, p. 151-153.)

1879 *b*. — Ergänzende Bemerkungen zu den Mitteilungen... (*Ibid.* p. 308-309.)

1904-08. Graff (L. von). Acœla und Rhabdocœlida (*Bronn's Ordn. u. Kl. des Tierr.*, IV (Vermes) I c (Turbellaria), p. 1733-2599, pl. I-XXX.)

1912-17. — Tricladida. (*Ibid.* p. 2601-3369, pl. XXXI-LXIV.)

1890-92. Hallez (P.). Catalogue des Turbellariés (Rhabdocœlides et Dendrocœlides) du Nord de la France et de la côte boulonnaise .(*Rev. biol. N. de la France*, II, IV et V. Egalement 2e éd., Lille 1894.)

1912. Hofsten (N. von) et Steinmann (P.). Die schweizerische Turbellarienliteratur. (*Rev. Suisse Zool.*, XX, p. 689-723.)

1916. Ijima (J.). et Kaburaki (T.). Preliminary descriptions of some Japanese Triclads (*Annot. Zoolog. Japon.*, IX, p. 153-71.)

1910. Jeannel (R.). et Racovitza (E. G.). Biospeologica XVI. Enumération des grottes visitées, 1908-1909 [3e série] (*Arch. Zool. Expérim.* [5], V, p. 67-185.)

1914. — Biospeologica XXXIII. Enumération des grottes visitées, 1911-1913 [5e série]. (*Ibid.* LIII, p. 325-558.)

1918. — Biospeologica XXXIX. Enumération des grottes visitées, 1913-1917 [6e série]. (*Ibid.* LVII, p. 203-470.)

1909. Johansson (L.). Hirudinea, Egel (*Süsswasserfauna Deutschlands*, XIII, p. 67-84.)

1910. — Zur kenntniss der Herpobdelliden Deutschlands. (*Zool. Anz.*, XXXV, p. 705-14, et XXXVI, p. 367-79.)

1913. — Ueber eine neue von Dr K. Absolon in der Herzegowina entdeckte Höhlenbewohnende Herpobdellide. (*Ibid.* XLII, p. 77-80.)

1910. Lampert (K.). Das Leben der Binnengewässer (2te Aufl. 1 vol in-4°, 856 p., 5 pl., Leipzig.)

1851. Leidy (J.). Helminthological contributions. II. (*Proc. Acad. nat. Sc. Philadelphia*, V, p. 224-227.)

1918. Mawas (J.). Du brome en technique histologique comme dépigmentant. (*C. R. Soc. Biol.* LXXX, p. 767-69.)

1888. Moniez (R.). Faune des eaux souterraines du département du Nord et en particulier de la ville de Lille. (*Rev. biol. N. de la France*, I, p. 142-146.)

1900. Mrazek (A.). Ueber das Vorkommen einer Süsswassernemertine. (*Stichostemma græcense Böhmig*) in Böhmen. (*Sitzungsber. kön. böhm. Ges. Wissensch. f.* 1899.)

1906. — Eine zweite polypharyngeale Planarienform aus Montenegro. (*Ibid. f.* 1905, 18 p., 1 pl.)

1913. — Einige Bemerkungen über *Dina Absoloni* Joh. (*Zool. Anz.* XLIII, p. 239-40.)

1914. — Regenerationsversuche an der tripharyngealen *Planaria anophthalma*. (*Arch. f. Entwicklungsmech.*, XXXVIII, p. 252-276.)

1912. Oetcke (E.). Histologische Beiträge zur Kenntniss der Verdauungsvorgänge bei den Araneiden. (*Zool. Jahrb.*, *Abt. f. Physiol.*, XXXI, p. 245-83, pl. III.)

1879. Packard (A. S. jun.). Zoology for students and general readers. New-York.

1883. — A Cave inhabiting flat worm. (*Americ. Natur.* XVII, p. 89-90.)

1888. — The Cave fauna of North America, with remarks on the anatomy of the brain and the origin of the blind species. (*Mem. Acad. Nat. Sc. Washington*, IV, p. 27-28 et 82-86.)

1893. Raspail (X.). Note préliminaire sur une Planaire sp. ? (*Bull. Soc. Zool. France*, XVIII, p. 49-50.)

1902. — Deuxième note sur une Planaire (*Planaria ignorata*) (*Ibid.* XXVII, p. 119-123.)

1912. Rousseau (E.). Fauna aquatica europæa. Les Hirudinées d'eau douce d'Europe. (*Ann. biol. lacustre*, V, p. 259-95.)

1862. Schmidt (O.). Untersuchungen über Turbellarien von Corfu und Cephalonia. (*Zeitschr. wissensch. Zool.*, XI, p. 1-30, pl. I-IV.)

1907. Steinmann (P.). Ueber eine neue blinde Planarie (*in* St. et Graeter, Beiträge zur Kenntniss der schweizerischen Höhlenfauna) (*Zool. Anz.* XXXI, p. 841-847.)

1909. — Untersuchungen an neuen Tricladen. (*Zeitschr. wissensch. Zool.* XCIII, p. 157-184, pl. VIII.)

1911. — Revision der schweizerischen Tricladen. (*Rev. Suisse Zool.*, XIX, p. 175-234.)

1858. Stimpson. Prodromus descriptionis animalium evertebratorum quæ in expeditione ad Oceanum pacificum septentrionalem... observavit et descripsit. I. Turbellaria Dendrocœla. (*Proc. Acad. nat. Sc. Philadelphia*, IX, p. 19-31.)

1918. Stringer (Caroline E.). The free living Flatworms (Turbellaria). (Ward and Whipple, *Freshwater Biology*, 1 vol. 8°, New-York et London, p. 323-64.)

1906. Thienemann (A.). *Planaria alpina* auf Rügen und die Eiszeit. (*Jahresb. Geogr. Ges. Greifswald*, X.)

1912. — Der Bergbach des Sauerlandes. Faunistisch-biologische Untersuchungen. (*Intern. Rev. ges. Hydrob. u. Hydrogr.*, biol. Suppl. IV, 127 p.)

1883. Vejdovsky (F.). Der excretorische Apparat der Planarien (*en tchèque*). (*Sitzungsb. kön. böhm. Ges. Wiss. f.* 1882, p. 273-80, 1 pl.)

1895. — Zur vergleichenden Anatomie der Turbellarien [Zugleich ein Beitrag zur Turbellarienfauna Böhmens]. (*Zeitschr. wissensch. Zool.*, LX, p. 90-214, pl. IV-X.)

1902. Wenig (J.). Beiträge zur Anatomie einiger Organe der Susswasserplanarien. (*Sitzungsb. kön. böhm. Ges. Wiss. f.* 1901, 23 p., 2 pl.)

1908. Wilhelmi. Tricladen (*Fauna u. Flora Neapel*, XXXII, XII-405 p., 16 pl.)

1897. Woodworth (W. M'c M.). Contributions to the morphology of the Turbellaria II. On some Turbellaria from Illinois. (*Bull. Mus. Zool. Harvard Coll.*, XXXI, p. 1-16, 1 pl.)

Liste des numéros de matériel avec énumération des espèces récoltées.

TURBELLARIÉS

182. — Planaria *sp.*
221. — Triclade indéterminable.
293. — Polycelis felina (Dalyell).
329. — Planaria *sp.*
332. — Planaria gonocephala Dugès.
610. — Dendrocœlides Regnardi de Beauchamp.
611. — Dendrocœlides Regnardi de Beauchamp.
648. — Triclade indéterminable.
774. — Dendrocœlum lacteum (Müller).
774. — Dendrocœlum tubuliferum de Beauchamp.
779. — Rhabdocœle Dalyelliidé.
781. — Planaria Brementi de Beauchamp.
800. — Triclade indéterminable.
1003. — Dendrocœlides Collini de Beauchamp.
1004. — Dendrocœlides Collini de Beauchamp.
1005. — Dendrocœlides Collini de Beauchamp.
1007. — Dendrocœlides Collini de Beauchamp.
1009. — Dendrocœlides Collini de Beauchamp.
1010. — Dendrocœlides Collini de Beauchamp.
1011. — Dendrocœlides Collini de Beauchamp.

HIRUDINÉS

245. — Herpobdella octoculata (L.).
611. — Herpobdella testacea (Savigny).
617. — Herpobdella testacea (Savigny).
774. — Herpobdella octoculata (L.).
779. — Herpobdella octoculata (L.).
800. — Herpobdella octoculata (L.).
811. — Herpobdella octoculata (L.).
842. — Herpobdella octoculata (L.).
881. — Herpobdella octoculata (L.).

Index alphabétique des espèces avec leur numéro de matériel.

Brementi (Planaria), n° 781 191
Collini (Dendrocœlides) n°s 1003, 1004, 1005, 1009, 1011 et ? 1007 et 1010 200
Felina (Polycelis), n° 293 210
Gonocephala (Planaria), n° 332 194
Lacteum (Dendrocœlum), n° 774 204
Octoculata (Herpobdella), n°s 245, 774, 779, 800, 811, 842, 881 214
Regnardi (Dendrocœlides) 197
sp. (Planaria), n°s 182, 329 195
sp. (Rhabdocœle Dalyelliidé), n°s 779 212
sp. A (Triclade), n° 648 211
sp. B (Triclade), n° 800 211
Testacea (Herpobdella), n°s 611, 617 215
Tubuliferum (Dendrocœlum), n° 774 205

EXPLICATION DES PLANCHES

LETTRES COMMUNES A TOUTES LES FIGURES, TEXTE ET PLANCHES.

a, atrium commun.
a ♂, atrium mâle.
ce, canal éjaculateur.
cd, canal déférent.
cu, canal utérin.
f, flagellum.
ge, glandes du canal éjaculateur.
go, glandes de l'oviducte.
gs, glandes de la vésicule séminale.
i, intestin.
mg, organe musculo-glandulaire.
n, tronc nerveux central.
od, oviducte.
p, pénis.
u, utérus.
v, vagin (abouchement du canal utérin dans l'atrium).
vi, vitellogène.
vs, vésicule séminale.
♂♀, orifice génital commun.

PLANCHE V

Planaria Brementi DE BEAUCHAMP.

FIG. 1. Coupe sagittale latérale dans la première moitié du corps intéressant les cæcums digestifs, les testicules, les vitellogènes et l'oviducte. × 107.

FIG. 2. Coupe sagittale médiane de la région copulatrice, passant par le canal éjaculateur, l'orifice génital externe et l'abouchement du canal utérin. × 107.

FIG. 3. Coupe voisine de la précédente, montrant la papille du canal déférent et l'abouchement de l'oviducte commun. × 107.

FIG. 4. Extrémité supérieure de l'animal fixé. × 15 environ.

Dendrocœlum tubuliferum DE BEAUCHAMP.

FIG. 5. Coupe transversale de la région copulatrice, intéressant l'atrium ♂, le pénis, le flagellum replié à côté de lui et l'organe musculo-glandulaire. × 107.

FIG. 6. Coupe transversale du pénis montrant à son intérieur la base du flagellum invaginé. × 107.

FIG. 7. Coupe sagittale paramédiane de la région copulatrice montrant le flagellum invaginé et perforant la paroi du pénis, ainsi que l'abouchement de l'oviducte commun dans l'atrium ♂. × 107.

FIG. 8. Coupe frontale de la région copulatrice intéressant l'abouchement des canaux déférents dans la vésicule séminale et le vagin. × 107.

FIG. 9, 10, 11. Divers aspects de l'extrémité céphalique de l'animal fixé, face ventrale. × 5 environ.

Dendrocœlum lacteum (O. F. MULLER).

FIG. 12. Extrémité céphalique, face ventrale, d'un individu de la Crna Jama, montrant le bourrelet adhésif plissé. × 5 environ.

PLANCHE VI

Dendrocœlides Regnardi DE BEAUCHAMP.

FIG. 9 à 13. Coupes transversales de la région copulatrice au niveau : de la vésicule séminale ; de l'extrémité du pénis ; du milieu de l'organe musculo-glandulaire ; de l'abouchement de l'atrium ♂ dans l'atrium commun ; de l'orifice génital externe, avec l'abouchement du vagin et de l'oviducte commun. × 39.

FIG. 14. Coupe sagittale submédiane de la région copulatrice, intéressant le canal éjaculateur, le canal utérin et l'orifice génital externe. × 39.

FIG. 15. Animal entier coloré par la quinone et monté au baume. × 3 environ.

Dendrocœlides Collini DE BEAUCHAMP.

FIG. 16. Coupe transversale de l'atrium ♂ près de la base du pénis. × 73.

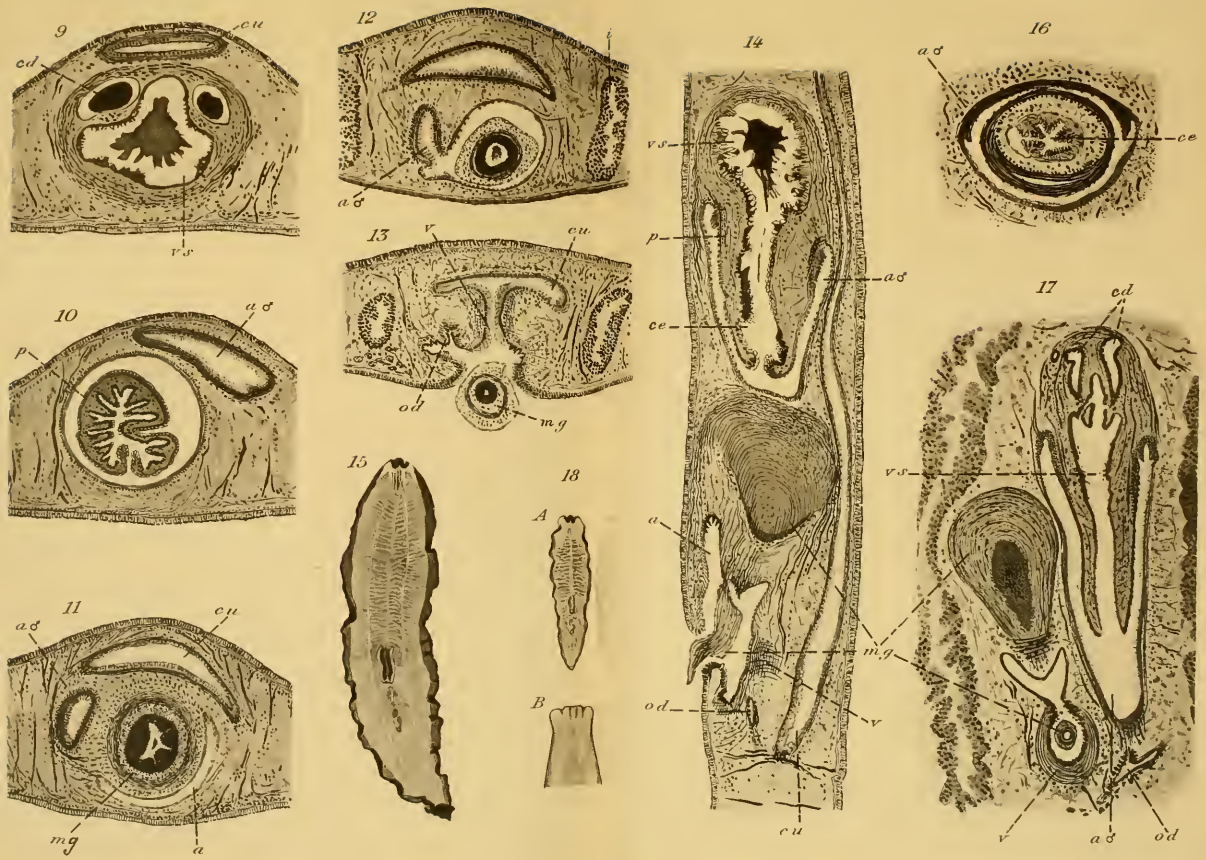
FIG. 17. Coupe frontale de la région copulatrice, intéressant l'abouchement des canaux déférents, le canal éjaculateur et le vagin. × 73.

FIG. 18. A, animal entier coloré par la quinone et monté dans le baume. × 5 environ. B, tête de l'animal vivant face dorsale. × 8 environ.

P. de Beauchamp del.

Imp. Catala freres, Paris.

Fig. 1-4. *Planaria Brementi.* — Fig. 5-11 *Dendrocœlum tubuliferum.* — Fig. 12 : *Dendrocœlum lacteum.*



P. de Beauchamp del.

Imp. Catala freres, Paris

Fig. 9-15 *Dendrocœlides Regnardi.* — Fig. 16-18 *Dendrocœlides Collini.*

ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE
Tome 60, p. 221 à 460, pl. VII.
20 Novembre 1920.

LA CONTRACTION RYTHMÉE ANEURALE DES MYOTOMES CHEZ LES EMBRYONS DE SÉLACIENS

I. Observation de *Scylliorhinus canicula L. Gill*

PAR

le Docteur P. WINTREBERT

Ancien Interne des Hôpitaux de Paris,
Chef des travaux d'Anatomie comparée à la Sorbonne,
Membre de la Société de Biologie,

TABLE DES MATIÈRES

Pages

INTRODUCTION 222
CHAP. I. *Technique* 241
Procédé d'élevage. — Modes et conditions d'examen.
CHAP. II. *Le stade G* 251
I. *Description des embryons* :
1° Caractères anatomiques 252
2° Observation du mouvement 266
II. *Vue d'ensemble* :
1° Anatomie 284
2° Physiologie 285
A. Phénomènes généraux de l'activité musculaire. — 1° Le rythme (p. 286); 2° L'amplitude égale de tous les déplacements libres de même sens, à une époque donnée (p. 291); 3° La propagation de l'onde (p. 292); 4° L'autonomie de chaque bande myotomique (p. 293); 5° L'irritabilité (p. 294).
B. Conditions actuelles du mouvement. — 1° L'apparition du mouvement (p. 294); 2° Le siège du mouvement (p. 295); 3° La figuration maximale du mouvement (p. 299); 4° La durée de la mobilité au stade G (p. 303).
CHAP. III. *Le stade H* 305
I *Description des embryons* :
1° Caractères anatomiques 305
2° Analyse du mouvement 323
II. *Vue d'ensemble* :
1° Anatomie 337
2° Physiologie 339
A Phénomènes généraux de l'activité musculaire. — 1° Le rythme (p. 339); 2° L'amplitude semblable de tous les déplacements libres de même sens, à une époque donnée (p. 345); 3° La propagation de l'onde (p. 345); 4° L'autonomie de chaque bande myotomique (p. 346); 5° L'irritabilité (p. 347).

Pages

B. Conditions actuelles du mouvement : 1° Le territoire de contraction (p. 350); 2° Le recul du centre initiateur (p. 351); 3° La figuration maximale du mouvement (p. 351); 4° Les conditions mécaniques du mouvement normal (p. 352); 5° Les variétés de mouvement et leurs causes (p. 353) ; 6° La durée du stade II (p. 354).

CHAP. IV. *Le stade I* 356

I *Description des embryons* :

1° Caractères anatomiques 356

A. La gradation des caractères d'après leur valeur pour la sériation (p. 356); B. Etude particulière des embryons (p. 359); C. Comparaison avec le type I de BALFOUR (*Pristiurus*) (p. 374).

2° Analyse du mouvement 374

3° L'irritabilité aux agents mécaniques 387

A Technique (p. 387) ; B. Observations (p. 387).

II. *Vue d'ensemble* :

1° Anatomie. — I, Aspect général de l'embryon (p. 395) ; II. Caractères spéciaux (p. 397).

2° Physiologie 399

A) Phénomènes généraux de l'activité musculaire : 1° Le rythme (p. 399) ; 2° L'amplitude égale des contractions libres du même côté, en milieu constant (p. 403) ; 3° La propagation de l'onde (p. 403) ; 4° L'autonomie de chaque bande musculaire (p. 404) ; 5° L'irritabilité : exploration directe de l'embryon par les agents mécaniques (p. 404).

B) Conditions actuelles du mouvement : Aspect général de l'embryon au repos (p. 410); 2° Le territoire de contraction (p. 410) ; 3° L'attitude de contraction maximale et le recul du centre initiateur (p. 411) ; 4° Le déterminisme du mouvement (p. 413).

C) L'apparition et le mode primitif des mouvements du cœur 414

D) La durée du stade I et l'estimation de l'âge des embryons examinés 416

CHAP. V. *Discussion des résultats* 421

CHAP. VI. *Comparaison avec le cœur embryonnaire* 426

CHAP. VII. *La valeur comparée et le déterminisme des deux caractères principaux d'une contraction rythmée aneurale, observée sur le vivant* 435

CONCLUSION 444

INTRODUCTION

I. Exposé sommaire des faits. — II. Comparaison des contractions rythmées myotomique et cardiaque. — III. Les diverses acceptions du terme automatisme. — IV. Les conditions d'examen de la contraction rythmée myotomique. 1° Points de repère anatomiques : nécessité d'une sériation précise, intérêt de l'examen morphologique externe; 2° Conditions éthologiques : œufs dans la Manche et dans la Méditerranée; 3° Conditions d'examen au laboratoire. — V. Méthode de recherche. — VI. Les fonctions spéciales des appareils de relation chez les embryons des Vertébrés anamniotes. — VII. Plan du mémoire.

I

Les premiers mouvements des muscles du squelette, chez *Scylliorhinus canicula*, sont rythmés et s'exécutent par le seul jeu des myotomes, sans l'intervention du système nerveux. J'ai obtenu la preuve de cette indépendance fonctionnelle (**1917** *b*) par l'ablation du bulbe et de la moelle sur la plus grande partie du tronc et spécialement sur ses parties antérieure et moyenne, point de départ de la contraction : au bout de quelques heures, le mouvement reparaît et présente les mêmes caractères qu'avant l'intervention. Les coupes histologiques des embryons opérés, faites en série, ont permis de vérifier l'ablation complète des centres nerveux.

Cependant, pour reconnaître l'indépendance de la contraction musculaire, la preuve expérimentale n'est pas nécessaire, l'observation suffit ; les caractères des battements sont suffisamment tranchés pour déceler l'isolement fonctionnel du muscle, au milieu des divers processus de croissance qui s'accomplissent dans les autres organes. Je compte en faire la démonstration dans ce mémoire, en décrivant le mouvement depuis son apparition jusqu'au moment où les centres nerveux viennent le diriger. Les principaux phénomènes sont les suivants :

1° La contraction myotomique est *rythmée* dès le début ; le rythme est absolument régulier ; la durée des révolutions est égale et ne comporte ni variation, ni arrêt, *en milieu constant.*

2° L'amplitude des déplacements est en relation avec l'âge, c'est-à-dire avec le nombre et la puissance des muscles mis en jeu ; elle varie aussi avec la température ; mais *dans un milieu constant et pour une époque déterminée de l'ontogenèse, elle garde la même valeur.* La région d'où part le mouvement, d'abord antérieure, recule au fur et à mesure de la croissance ; à partir d'elle, la vague de contraction se propage de proche en proche à *tous* les myotomes contractiles.

3° Le muscle est *irritable* ; il l'est surtout par les différences de température ; cette particularité, chez un animal sténotherme, et pour des œufs déposés à une profondeur qui les met généralement à l'abri des variations de la chaleur, ne peut étonner. Le muscle est peu excitable par les agents mécaniques ; cependant, il répond à la piqûre des myotomes fonctionnels, même les derniers nés à l'activité et les plus postérieurs, par une réaction généralisée de toute la bande musculaire correspondante ; la *conduction de l'excitation* est indépendante de la contraction et la précède.

La contraction rythmée aneurale des myotomes commence à la fin du stade G de Balfour et dure jusqu'au stade K. On assiste alors à un changement qui révèle l'entrée en scène du système nerveux (**1918** *b*, *c*). Les modifications du mouvement s'accomplissent progressivement, mais elles sont intermittentes. L'action nerveuse est dominatrice d'emblée, mais elle s'exerce d'abord par à-coup ; elle devient graduellement plus durable et finit par se substituer à l'action propre des muscles. Le rythme musculaire, invariable en milieu constant, fait place alors à une *cadence bilatérale coordonnée, susceptible de variation et d'arrêt.* Ce changement du mode de la contraction sous l'influence nerveuse démontre, au même titre que l'ablation médullaire et que les caractères particu-

liers du mouvement primitif, la nature musculaire indépendante des premiers déplacements.

Un quatrième argument vient confirmer leur origine aneurale ; il est tiré de la persistance latente, pendant la période nerveuse, de la propriété de se contracter rythmiquement, que le muscle manifestait avant la liaison neuro-musculaire : en effet, le rythme primitif réapparait si on enlève les centres nerveux pendant les stades K, L, M, N. Cette extirpation des centres cérébro-médullaires n'est pas le seul moyen de provoquer le retour de la contraction aneurale ; on peut l'obtenir (**1918** *d*) grâce à l'empoisonnement par le curare ou encore par une élévation de la température au-dessus de 23° C. qui paralyse les nerfs avant les muscles ; le retour au type musculaire se voit aussi pendant la période agonique, quand les centres nerveux, plus vulnérables que la substance musculaire, ont cessé de fonctionner.

Enfin il est une autre preuve de l'indépendance fonctionnelle du système musculaire, qui montre en même temps la cause pour laquelle, malgré ses caractères si nets, la contraction rythmée aneurale des myotomes a passé jusqu'ici inaperçue. Car l'œuf de *Scylliorhinus canicula* n'est pas, d'un objet rare ; on le rencontre communément sur les côtes et les pêcheurs le trouvent fréquemment dans leurs filets ; tous les zoologistes le connaissent et ont regardé se mouvoir l'embryon. Si les phénomènes caractéristiques, que nous avons énumérés, n'ont pas jusqu'ici éveillé l'attention, c'est que les mouvements des *deux moitiés droite et gauche de l'appareil locomoteur ne sont pas synchrones et se contrarient mutuellement.* Les deux bandes myotomiques ne battent pas à l'unisson ; sans doute, elles ont à peu près le même rythme, la même vitesse de renouvellement des contractions ; mais cet « *à peu près* » est la cause d'une multiplicité d'attitudes qui, malgré le retour cyclique de leurs combinaisons, a caché jusqu'à présent la constance et la régularité de chaque révolution latérale. Paton (**1907**), qui a observé de près les réactions de ces animaux, en vue d'établir leur correspondance avec les états successifs de structure des appareils musculaire et nerveux, n'a pas découvert la clef des phénomènes. J'ai moi-même regardé longtemps sans remarquer la répétition cyclique des diverses combinaisons de mouvements opposés et ce n'est qu'après avoir pratiqué l'enregistrement séparé des contractions de chaque bande musculaire latérale que j'ai reconnu son rythme particulier. Cet isolement fonctionnel de chacune des bandes myotomiques est confirmé par le mode spécial des réactions qu'elle mani-

feste aux excitations générales du milieu, aux changements de la température par exemple, et se trouve plus spécialement mis en lumière, dans l'exploration faite au moyen des agents mécaniques, par la localisation des réponses à la bande touchée.

II

Les phénomènes observés rapprochent la fonction primitive des muscles du squelette de la fonction cardiaque embryonnaire de tous les Métazoaires ; les premiers battements du cœur sont, en effet, unanimement considérés comme le fait d'une contraction rythmée aneurale. Les Sélaciens sont ainsi les seuls animaux connus pour posséder au début de la vie deux mécanismes musculaires rythmés, indépendants du système nerveux, appartenant l'un aux muscles de la vie organique, l'autre aux muscles de la vie de relation. Il est vrai que certains partisans de la théorie neurogène ont objecté (DE CYON, **1899**) que la contraction cardiaque n'était pas de nature musculaire parce que le cœur commence à battre avant que l'on puisse histologiquement déceler dans sa paroi des fibrilles musculaires ; ainsi le cœur du poulet bat à la 36e heure de l'incubation, alors qu'il ne contient que des cellules contractiles non différenciées ; mais les fibrilles striées se développent rapidement et un tissu musculaire caractérisé est constitué avant l'arrivée des fibres nerveuses, émigrées tardivement dans le tube cardiaque (6e jour de l'incubation) à partir des centres cérébro-spinaux (W. HIS *jun.*, **1891**). De même, chez les Sélaciens, les recherches de BALFOUR (**1876**) et de PATON (**1907**) ont prouvé que la fibrillation musculaire des myotomes s'établit au moment des premiers mouvements du corps et se développe dans les stades suivants. C'est donc bien au muscle lui-même, à tous les degrés de sa différenciation que nous devons rapporter le fonctionnement primitif des myotomes et du cœur.

III

Les premiers battements cardiaques ont été classés parmi les phénomènes « *automatiques* » ; par comparaison avec eux, les premiers mouvements des myotomes, chez les Sélaciens, méritent la même dénomination et j'ai été tenté de désigner sous le nom d'automatisme le mode rythmé du fonctionnement myotomique aneural. J'ai dû renoncer à mettre ce

terme en vedette en raison de son imprécision. Des acceptions multiples, en effet, lui ont été données, qui rendent nécessaire une explication préalable. Il n'ajoute rien au fait précis que je décris et, d'autre part, il peut créer quelque confusion par les interprétations diverses dont il a été l'objet, tant au point psychologique que physiologique. Créé par Johannes Müller (1845) pour les seules cellules nerveuses, il a été utilisé aussi bien par les myogénistes que par les neurogénistes pour caractériser la contraction du cœur adulte. La fonction bulbaire respiratoire, dont les manifestations sont beaucoup plus variables, a été qualifiée aussi d'automatique. On dit également que les centres nerveux sont automatiques, parce qu'ils semblent capables de fonctionner indépendamment des excitations venues du dehors. Certains même ont tendance à considérer toute cellule vivante comme douée d'automatisme par le seul fait qu'elle vit (Richet, 1895). Il ne s'agit plus dès lors de savoir si l'acte se renouvelle périodiquement, mais seulement s'il paraît spontané, c'est-à-dire si l'excitation qui le détermine est « *interne* » (Frédéricq, 1907). Prise dans cette acception, la notion d'automatisme n'éclaire nullement le fait précis du fonctionnement myotomique aneural qui, bien analysé, peut au contraire jeter quelque lumière sur sa signification ; celle-ci a évolué avec le progrès de nos connaissances sur le déterminisme des divers fonctionnements, mais sans prendre une orientation précise et en comprenant toujours des phénomènes disparates. Ne pouvant effacer les acceptions multiples données précédemment au terme « *automatisme* » et désirant éviter toute équivoque, je m'abstiendrai, autant que possible, de l'employer.

IV

L'expérimentation sur le vivant, pour être conduite avec succès, exige des recherches préalables. L'étude préliminaire approfondie de l'organisation structurale et la connaissance aussi parfaite que possible de l'éthologie sont nécessaires à l'établissement d'un déterminisme rigoureux. Ces conditions indispensables sont, en grande partie déjà, réunies chez *Scylliorhinus canicula*.

Au point de vue anatomique, les embryons de Sélaciens constituent un matériel de choix pour l'étude des manifestations neuro-musculaires ; l'évolution du système nerveux en particulier a été mise à jour par une multitude de recherches et le développement des muscles a fait l'objet de quelques travaux. Grâce aux résultats acquis, il devient possible,

après la constatation des faits, de tenter leur explication et d'établir leur relation avec les différents degrés d'organisation reconnus dans le cours du développement. Cependant, les transformations ontogéniques viennent à chaque pas modifier la structure et cette instabilité comporte, vis-à-vis de l'état adulte, une complication surajoutée, qui rend plus difficile l'interprétation des phénomènes. Aussi est-il nécessaire d'établir, pour chaque moment de l'ontogénèse, la correspondance exacte entre les manifestations fonctionnelles et l'évolution organique. C'est seulement par l'examen morphologique externe d'embryons vivants, observés et suivis dans leurs réactions, que peut être fixée cette concordance, à la condition toutefois qu'aux divers aspects extérieurs reconnus répondent les étapes repérées des structures internes. La description des formes externes apparaît donc comme *l'intermédiaire obligé* entre les recherches sur le vivant et les études anatomiques.

Cependant, depuis longtemps, dans le champ des travaux effectués sur les Sélaciens, la technique des coupes est devenue l'unique procédé de recherche. L'abandon de l'observation morphologique externe a été presque complet depuis Balfour (**1876**), et, malgré les tentatives de Van Wyhe (**1882**) et des Ziegler (**1892**), la sériation des embryons n'a fait aucun progrès. Les auteurs négligent même, pour la plupart, de signaler les stades reconnus par Balfour et se contentent d'indications illusoires sur la taille, le nombre des myotomes, caractères éminemment variables suivant les espèces, différant même chez les individus, suivant les conditions de milieu. Ils n'ont pas pris garde que pour coordonner leurs propres résultats et les mettre en valeur, pour établir la comparaison entre les divers types, pour faciliter le travail ultérieur, la recherche et l'application d'un bon classement étaient indispensables. Sans une chronologie exacte, toute synthèse de l'évolution embryonnaire devient impossible. Frappé de ce desideratum, j'ai préconisé l'emploi d'une méthode pratique (**1917** *a*) et j'en appliquerai les principes à la sériation des embryons étudiés. Je respecte autant que possible l'ancienne division de Balfour ; elle est excellente pour les stades G, H, I, dont je m'occupe dans ce mémoire, et ce n'est qu'au stade K, celui de la liaison neuro-musculaire, que j'introduirai, dans la série de Balfour, quelques modifications.

L'étude systématique des formes extérieures, dont j'ai senti plus que tout autre la nécessité pour la reconnaissance des étapes fonctionnelles, ne m'a pas seulement servi à sérier les embryons, elle m'a conduit

à cette conclusion intéressante et inattendue qu'avec le perfectionnement actuel des procédés d'examen, éclairage et vision binoculaire d'une part, variété des liquides fixateurs, colorants et éclaircissants, d'autre part, *la plus grande partie des dispositions internes peut être distinguée sans le secours des coupes sur l'embryon jeune et transparent.* Sans doute, sans les résultats dus à la technique microscopique, il n'eût pas été possible de donner à tous les détails des organes une signification précise et l'on doit spécifier qu'en général l'examen externe permet de retrouver, sur l'embryon entier, des formations déjà repérées grâce aux coupes; néanmoins, la netteté habituelle des reconnaissances fait regretter que les deux procédés d'examen externe et interne n'aient pas été, dès le début des recherches, employés simultanément. Chacun a son importance et son intérêt propres. Les coupes et leurs combinaisons, utilisées pour la reconstruction, sont certainement nécessaires à l'étude des organes profonds et permettent d'atteindre à une exactitude de détails que la vue en surface ne saurait donner ; mais d'un autre côté, les résultats ainsi obtenus sont fragmentaires ; la reconstitution des appareils sur une grande étendue laisse souvent à désirer, en raison des soins minutieux qu'elle réclame, et si les structures spéciales qui font l'objet particulier de la recherche sont tracées avec beaucoup de précision, les rapports avec les organes voisins sont trop souvent négligés. L'inspection extérieure de l'animal *in toto* met, au contraire, les appareils en place avec une incomparable facilité et elle fournit de leur topographie une vue très exacte. Elle permet de résoudre des problèmes qui, jusqu'ici, ne paraissaient point de son ressort, et grâce aux aperçus d'ensemble qu'elle révèle, elle indique les points intéressants qui doivent faire l'objet de l'étude histologique. Elle a, de plus, ce gros avantage de pouvoir être employée sur le vivant ; elle permet, ainsi, de suivre les phases des transformations anatomiques, et facilite leur compréhension. A ces divers titres, elle mérite d'être employée avant la confection des coupes.

Au point de vue éthologique, les informations que nous possédons sont peu nombreuses ; elles suffisent pourtant à fixer les conditions du développement normal qui nous intéressent particulièrement. J'ai utilisé des œufs de *Scylliorhinus canicula* provenant des Laboratoires maritimes de Roscoff et de Banyuls. Qu'ils soient pondus dans la Manche ou dans le golfe du Lion, ils sont déposés le plus souvent dans la région côtière (Pruvot, **1897**) ; ils se trouvent à 50 ou 80 mètres de la surface en Méditerranée, à une moindre profondeur dans la Manche, et généra-

lement attachés par leurs vrilles à des touffes d'algues ou de bryozoaires. L'agitation superficielle de la mer ne leur parvient généralement pas ; les courants autour d'eux sont légers ; le milieu est obscur, ou à peine lumineux, la température presque constante. Nous devons à M. le professeur Pruvot quelques renseignements inédits sur la température des fonds de la région de Banyuls : une moyenne de température prise en 1893, pendant l'été, du 14 août au 6 septembre, donne 14°4 C. à 50 mètres ; en hiver, le 5 février 1903, à la même profondeur, le thermomètre marquait 13°8. La plus haute température enregistrée à 50 mètres fut 15°8, le 28 août 1900. Nous pouvons donc prendre comme moyenne normale, dans la Méditerranée, la température de 14°5 C. Dans la Manche, les œufs ont été rencontrés à toutes les distances de la côte, retenus à des Algues par leurs filaments ; on en a récolté même à la limite des plus basses mers ; mais la grande majorité se trouve dans la profondeur. Les eaux sont plus froides ; on peut estimer leur température moyenne à 12° ; le 4 novembre 1919, la température prise au moyen du thermomètre à renversement de Richard était de 12°4 à 40 mètres de profondeur, et 12°2 à 2 mètres de la surface ; elle était de 9° le 2 février 1920 (Delage).

Ces quelques données éthologiques sont précieuses, car elles nous permettent d'apprécier la nature du traitement que nous faisons subir aux embryons en les étudiant au laboratoire. Pour établir le type du mouvement et connaître les limites du fonctionnement normal, je me suis d'abord rapproché autant que possible des conditions naturelles, puis, en les modifiant, j'ai exploré l'irritabilité des animaux. J'ai reconnu que la lumière, la diminution de pression, le déplacement modéré de la coque, sont bien supportés. Par contre, les changements de température sont très vivement ressentis. Ainsi, au-dessous de 10° C., les mouvements s'affaiblissent et se renouvellent moins fréquemment ; à 8°, ils deviennent rares, inconstants, irréguliers ; vers 4°-5°, ils cessent. Si la chaleur monte au-dessus de 10°, la force et la rapidité des contractions augmentent ; 20° est un *point critique* au delà duquel les battements, répétés de plus en plus vite, diminuent d'amplitude et perdent leur rythme ; à 23°, ils s'arrêtent. *La régularité des révolutions musculaires n'existe que dans un milieu constant ;* tout changement rapide de température affole le mouvement ; mais, entre 8° et 20°, la *stabilité du milieu* fait naître et persister, à une vitesse proportionnée à la chaleur ambiante, la *périodicité caractéristique* des contractions.

L'activité embryonnaire est favorisée par une eau de mer bien aérée, mais les embryons ne sont pas très sensibles à la quantité d'oxygène et il suffit, tous les deux ou trois jours, de filtrer, puis d'agiter l'eau qui a déjà servi, pour garder les embryons en bonne santé. Avec de telles facilités de culture, l'œuf de *Scylliorhinus canicula* peut être dans tous les laboratoires à la disposition des expérimentateurs. C'est ainsi que, grâce à l'obligeance des Directeurs des stations maritimes de Roscoff et de Banyuls, j'ai reçu, au Laboratoire d'Anatomie comparée de la Sorbonne, à Paris, des œufs que j'ai élevés jusqu'à l'éclosion.

Il est probable que tous les embryons des Sélaciens ovipares se comportent, dans ces conditions, également bien. Cependant, pour l'observateur, une difficulté se présente : l'*opacité de la coque*. Elle a été résolue, pour *Scylliorhinus canicula*, par suite de cette circonstance, déjà remarquée par His (1897) et que j'avais cru trouver le premier, que seule la pellicule superficielle de l'enveloppe est opaque ; en l'enlevant, on suit tout le développement à travers une paroi translucide sans danger pour l'animal. Jusqu'au stade O, on ne peut, en effet, cultiver les embryons de Sélaciens en eau libre.

J'ai, dans cette première étude sur les caractères du mouvement, écarté délibérément toutes les occasions de modifier le milieu ; mais, tout en cherchant à respecter le plus possible les conditions naturelles du mouvement, je n'ai pu éviter les fluctuations saisonnières, ni les variations quotidiennes de la température. Les observations rapportées témoignent donc de ces vicissitudes et notent les perturbations motrices correspondantes. Les variations observées sont utiles à connaître ; elles donnent un aperçu de l'irritabilité très grande du muscle aneural et reproduisent des changements que tout observateur est exposé à rencontrer dans ses examens.

V

Le courant d'études qui a porté les embryologistes depuis un demi-siècle vers les recherches purement anatomiques, les a éloignés en même temps de l'observation du vivant. La tendance à ne s'occuper que d'animaux morts est encore très générale en zoologie. En ce qui concerne le développement des vertébrés inférieurs, je ne vois que Paton (1907) et Goghill (1910) qui aient étudié, chez les Amphibiens et les Sélaciens, le mouvement des embryons. La méthode qui consiste à élever

d'abord les embryons, puis à suivre pas à pas les étapes du développement avant de pratiquer les coupes, paraît cependant logique et naturelle et l'observation préalable s'affirme encore comme le meilleur procédé d'orienter les recherches et de découvrir les problèmes intéressants. His (1897) l'avaitbien compris et recommandait, par exemple, l'examen de *Scylliorhinus canicula* à travers la coque rendue transparente, mais il parla dans le désert et ne fut pas écouté ; grâce à cette observation pratiquée sur le vivant, il fut le premier à entrevoir la cavité gastrulaire des Sélaciens, que j'ai nommée *péridiscoïdale ou périblastodermique* (1917 *c*) et dont l'évolution entière resta ignorée des embryologistes trop confiants en la seule technique microscopique.

Lacaze-Duthiers préconisait l'expérience (1889) ; il associait toujours l'observation aux moyens différents, suivant la taille des animaux et l'objet de la recherche, qui permettent de pénétrer leur structure ; il s'exprimait ainsi en 1897 : « Faire des coupes est une excellente chose ; « ce n'est pas une méthode, c'est un procédé ; d'ailleurs, c'est étudier un « être à un moment donné de son existence, c'est juger de ce qui a dû « être par ce qui est à ce moment. On n'arrive pas toujours ainsi à la « vérité ; quand la chose est possible, il est bien préférable de mettre « en pratique ce précepte, bien ancien, conseillé par Aristote : « Voir venir « les choses est le meilleur moyen de les connaître. » (p. 9).

Le professeur Delage s'efforçait, en 1895, de diriger les zoologistes vers les études de Biologie générale, c'est-à-dire vers « la recherche des conditions et des causes des grandes manifestations de la vie ». Il disait (p. 10) : « Toute recherche pour avoir un réel intérêt doit aujourd'hui viser la solution d'une question théorique. Il ne faut plus se contenter, comme presque tous font aujourd'hui, de disséquer, couper, colorer, dessiner, ce qui n'avait pas encore été disséqué, coupé, coloré ou dessiné. Il faut faire tout cela, non plus pour combler une minime lacune dans nos connaissances anatomiques ou histologiques, mais pour résoudre un problème biologique si petit qu'il soit. »

VI

Dans le domaine de la physiologie embryonnaire, encore si peu exploré, j'ai cherché, depuis près de vingt ans, à mettre au service d'une idée directrice les divers procédés connus d'observation, d'expérimentation et de contrôle histologique. Les vertébrés anamniotes les plus communs, mais

aussi les plus fouillés dans leurs mœurs et leur organisation, m'ont servi. Les résultats ont été parfois tout à fait inattendus ; certains phénomènes embryonnaires ne cadrent nullement avec ceux que l'on a coutume de décrire chez les adultes ; ils déconcertent ; ils s'opposent aux théories classiques ; ils se révèlent d'une allure si particulière que leur enregistrement semble le résultat d'une erreur, et qu'il est besoin d'observer leur répétition constante, dans des conditions éprouvées, pour être convaincu de leur réalité.

La contraction rythmée aneurale des myotomes chez les Sélaciens est un de ces phénomènes, mais il n'est pas isolé. J'en ai découvert un autre chez les Amphibiens (**1904** *b*, **1905** *a*) ; il consiste dans la *réception et la conduction d'une excitation par l'ectoderme, sans le secours du système nerveux.* Cette irritabilité n'est révélée par une réaction musculaire qu'après les premières phases du mouvement ; brusquement étendue à la surface du corps, elle permet à l'embryon de ressentir une stimulation en tout endroit de son revêtement cutané et de la conduire à la partie antérieure du tronc. La pénétration des voies conductrices de l'ectoderme vers la profondeur se fait au niveau des premières protovertèbres. C'est là que se place la liaison neuro-épidermique, point de départ du réflexe qui fait mouvoir le corps ; du moins, tout se passe comme si cette liaison existait, car je n'ai pas réussi à préciser histologiquement le mode de raccord des nerfs et du tégument.

La méthode expérimentale m'a permis d'établir la preuve de cette conduction ectodermique aneurale ; *le passage de l'excitation, de la queue vers la tête, n'est pas interrompu par l'ablation de la moelle sur toute la longueur du corps, sauf, bien entendu, au niveau des premiers myotomes du tronc qui donnent la réponse* ; et même s'il ne reste entre la partie antérieure et la partie postérieure de l'animal *qu'un pont ventral d'ectoderme intact*, la réponse est donnée. Il s'agit d'une fonction transitoire, mais elle caractérise, d'une manière constante, un moment très précis de l'ontogenèse. Elle s'installe chez l'Axolotl au stade de la contraction en boucle et cesse à l'apparition des oscillations bilatérales rapides (**1914** *c*).

L'ignorance de cette propriété, qu'on ne pouvait s'attendre à rencontrer chez un Vertébré, peut causer des méprises. Elle conduit à considérer, en cas de greffes réussies de moitiés antérieure et postérieure d'embryons, les relations nouvelles d'irritabilité, établies en quelques heures entre les fragments, comme la preuve d'une réunion *per primam* des surfaces médullaires et des fibres nerveuses, alors qu'elles résultent seule-

ment de la cicatrisation rapide des bords de l'ectoderme. HOOKER (**1911**), n'admet pas l'existence de cette irritabilité spéciale de l'ectoderme et met, à tort (**1920** *c*), les réactions constatées sur le compte soit d'un ébranlement général, soit de la tension de la peau, provoqués par l'excitant. COGHILL (**1914**) et HERRICK (HERRICK et COGHILL, **1915**) la méconnaissent et attribuent, en conséquence, à la moelle d'*Amblystoma*, dès la première étape du mouvement, une voie longue de conduction sensible, constituée par les axones des cellules ganglionnaires géantes de ROHON-BEARD, voie ascendante qui serait développée bien avant la colonne motrice descendante. Mais des expériences multipliées, sur la plupart des Anoures et des Urodèles de nos régions et sur *Amblystoma* (**1920** *e-g*), m'ont permis de confirmer son existence et de préciser ses caractères.

Cette fonction d'irritabilité n'existe pas chez tous les Amphibiens ; *seuls les œufs pondus dès la segmentation, et abandonnés dans la nature, la présentent* ; on ne la rencontre pas chez les embryons développés dans l'oviducte maternel (*Salamandra maculosa* LAUR), ni chez ceux qui sont portés par l'un des parents (*Alytes obstetricans* WAGLER, dont le mâle traîne le paquet d'œufs attaché à ses pattes postérieures). Tout se passe comme si l'effet utile de cette irritabilité était d'augmenter la fréquence des mouvements dans les œufs abandonnés à eux-mêmes et comme si d'autre part, les déplacements, les pressions, les changements de position imprimés aux œufs par les parents pouvaient suppléer aux contractions propres de l'embryon.

A côté des deux fonctions embryonnaires précédentes, relatives aux myotomes des Sélaciens et à l'ectoderme des Amphibiens, il convient d'en placer une troisième, un peu plus tardive, dans l'ontogénie et dont le substratum anatomique est constitué par les cellules ganglionnaires géantes dorsales de la moelle. Présentes chez l'embryon de la plupart des Vertébrés aquatiques, elles persistent parfois jusque dans l'âge adulte, mais ont généralement une existence passagère. Dans la sous-classe des Plagiostomes, elles constituent « *l'appareil nerveux transitoire* » de BEARD (**1889-1896**) ; elles y sont très développées chez les ovipares, mais elles n'existent qu'en petit nombre ou même font défaut chez les ovovivipares et leur décroissance se montre parallèle à la dégradation de la coque qui entoure les œufs (BEARD). Il paraît donc justifié de dire que *leur fonction diminue d'importance avec le degré d'endotokie.* En cherchant par l'expérimentation à définir le rôle que jouent ces cellules dans la seconde moitié de la vie ovulaire, je suis parvenu à démontrer (**1920** *a*, *b*) : 1° que la conti-

nuité de la moelle n'est pas nécessaire à la propagation du mouvement 2° que la conduction médullaire ne dépasse pas 15 métamères ; 3° que la propagation du mouvement ondulatoire d'un bout à l'autre de l'embryon exige la participation active des myotomes. Leur resserrement provoque une excitation ; celle-ci, enregistrée par les prolongements périphériques des cellules ganglionnaires géantes, est conduite par leur axone funiculaire aux neurones moteurs postérieurs du même côté. La transmission de l'onde est ainsi le résultat d'une suite d'arcs réflexes qui se commandent les uns les autres.

Les fonctions primitives spéciales de l'embryon ne se limitent sans doute pas à des manifestations de mouvement ; celles-ci, d'un abord relativement facile, attirent l'attention ; mais leur étude fait soupçonner l'existence de bien d'autres phénomènes, ignorés jusqu'ici en raison de la difficulté de leur observation et de leur mesure. On peut estimer que chaque période embryonnaire a sa physiologie spéciale, en rapport avec les conditions de milieu dans lesquelles le développement s'effectue. Je puis appuyer ce point de vue par un autre exemple ; en étudiant l'éclosion des Vertébrés anamniotes, j'ai découvert que la sortie des larves de la plupart des Amphibiens et des Poissons Téléostéens est indépendante des mouvements du corps (**1912** *a*, *b*, *c*). Chez la Truite et le Cyprin doré, je suis parvenu à préciser le déterminisme de l'éclosion et à montrer que *la coque est digérée par une sécrétion particulière du revêtement cutané.* Cette fonction sécrétoire, malgré son apparition tardive à la fin de la période embryonnaire, présente, au même titre que les manifestations du mouvement précédemment citées, le caractère d'une manifestation fonctionnelle spéciale à l'embryon.

L'examen physiologique des embryons ne fait donc pas assister uniquement au développement graduel des fonctions définitives ; il n'offre pas seulement l'intérêt de mieux analyser les éléments de celles-ci, grâce à leur apparition isolée ; il permet encore de reconnaître des fonctionnements nouveaux. Il aboutit à constater que certains tissus ou organes, sous l'influence d'excitations dérivées des conditions ambiantes, peuvent manifester, dès le début de l'époque embryonnaire et parfois indépendamment de toute réaction propre des autres organes, des propriétés primitives. Sans doute, la relation de celles-ci avec l'ensemble des processus généraux de la croissance est évidente, mais la liaison avec eux ne se fait, dans certains cas, que d'une manière indirecte ; ainsi la contraction aneurale rythmée se trouve fonctionnellement isolée

de toute autre manifestation de l'organisme, sauf en ce qui concerne les rapports de voisinage des myotomes et les corrélations humorales.

Le caractère *transitoire* des manifestations physiologiques embryonnaires doit, tout d'abord, être mis en relief. La durée de leur existence varie pour chacune d'elles : elle est courte pour l'irritabilité ectodermique aneurale des Amphibiens (3 jours environ à 15° C.) ; moins brève, pour la contraction aneurale rythmée des Sélaciens (4 jours à 17°-18° C., 8 jours à 15° C.) ; longue pour le fonctionnement nerveux des cellules géantes dorsales des Sélaciens (2e moitié de la vie ovulaire, c'est-à-dire 4 à 5 mois à 14° C., chez *Scylliorhinus canicula*).

Ces manifestations, bien que passagères, se produisent *à une période précise de l'ontogenèse* ; leur apparition et leur disparition s'effectuent à un moment défini de la croissance ; elles peuvent donc servir, au même titre que les caractères morphologiques, à fixer le stade du développement.

L'évolution des fonctions embryonnaires prouve qu'*un organe peut présenter, au cours de son développement, des propriétés successives, suivant l'état plus ou moins avancé de sa différenciation*. En admettant que la perception et la conduction des excitations par la voie des cellules médullaires géantes de Beard, et que la contraction rythmée aneurale puissent être considérées comme de simples modes particuliers des manifestations nerveuse et musculaire, l'irritabilité ectodermique aneurale constitue, par contre, une fonction essentiellement différente de la fonction glandulaire et de revêtement qui sera plus tard dévolue au tégument ; il y a lieu peut-être de remarquer, pour expliquer son origine, qu'elle a pour substratum le feuillet ectodermique d'où nait le système nerveux. La sécrétion cutanée capable de dissoudre la coque, à l'époque de l'éclosion, chez les Poissons Téléostéens paraît aussi de toute autre nature que la sécrétion muqueuse persistante de l'animal adulte.

Le changement de fonction d'un organe, au cours même de l'ontogénie, n'a rien de commun avec le changement de fonction dont Dohrn (1875) a émis le principe au début des recherches sur le transformisme, en expliquant celui-ci par la substitution d'une fonction accessoire ou secondaire à la fonction principale qui se dégrade. L'apparition de propriétés spéciales de l'embryon *ne peut être considérée comme un rappel de fonctions ancestrales*, acquises pendant l'évolution phylogénique. Il est absolument vain, à propos des manifestations les plus précoces, celles qui sont aneurales, de chercher à établir un lien généalogique entre les Ver-

tébrés actuels et les animaux dépourvus de système nerveux ; mais il peut être intéressant de remarquer que l'apparition de la contraction myotomique aneurale, avant la fonction nerveuse, chez les Sélaciens, appuie la conception de PARKER (**1910-1918**) sur le développement phylogénique du mécanisme neuro-musculaire ; cet auteur, en effet, constatant l'absence de nerfs et la présence d'un tissu contractile chez les Eponges, admet que le premier pas dans la différenciation neuro-musculaire consiste dans la formation des « effecteurs », c'est-à-dire des muscles ; dans l'ontogénie des Sélaciens, nous trouvons aussi, pour les muscles du squelette, le fait, connu déjà pour le cœur des Métazoaires, que le fonctionnement du muscle devance l'action nerveuse.

En ce qui concerne la valeur fonctionnelle du mouvement réalisé et sa signification phylogénique, il est indéniable d'autre part que la contraction myotomique rythmée ne conduit pas à la progression ; car la neutralisation latérale des mouvements qui résulte de la dualité de l'appareil musculaire, et qui se produit à la phase de conjonction des deux contractions, provoque, à des moments variables, une *immobilisation* presque complète. Un tel mécanisme ne se conçoit que sur un animal fixé, comme est attaché par son pédicule vitellin l'embryon des Sélaciens ovipares.

L'irritabilité ectodermique aneurale des Amphibiens ne permet pas d'évoquer non plus une forme ancestrale ; car elle manque chez les Poissons (*Scylliorhinus, Cyprinus, Trutta, Perca, Carassius*) (**1920** *e*) ; elle paraît dériver de la propriété générale d'excitabilité présentée par toute cellule, et répartie à la surface entière du revêtement cutané par la réunion syncytiale de ses éléments ; mais elle se relie, d'autre part, chez le même embryon, à la fonction nerveuse beaucoup plus compliquée et spécialisée, distribuée déjà à la région antérieure du tronc. La coexistence, dans le même organisme, de structures aussi disparates et de capacités fonctionnelles généralement aussi étrangères l'une à l'autre dans la phylogénie, compose un ensemble hétérogène qui ne peut être rattaché à aucune forme adulte connue. L'irritabilité spéciale de l'ectoderme n'est, du reste, pas inscrite dans la lignée héréditaire de tous les Amphibiens et j'ai souligné plus haut son caractère occasionnel.

Les cellules géantes ganglionnaires dorsales de la moelle représentent pour COGHILL (**1914**, p. 204) l'élément nerveux afférent des Chordés les plus primitifs, et, de fait, elles se rencontrent chez la plupart des Vertébrés inférieurs ; mais elles n'ont pas toujours la même situation,

ni les mêmes rapports et il est, par conséquent, difficile d'attribuer à toutes la même signification physiologique (Van Gehuchten 1897). A elles seules, du reste, elles ne peuvent constituer un système nerveux complet et l'on n'aperçoit pas d'autres éléments qui dégénèrent en même temps qu'elles au sortir de la phase embryonnaire. De plus, elles sont, comme nous l'avons vu, peu développées, ou même font défaut, chez les Sélaciens ovovivipares ; cette constatation montre combien les circonstances de milieu ont d'influence sur leur apparition. Il semble donc légitime d'admettre que leur différenciation, dans tout le groupe des Vertébrés inférieurs, provient de la similitude des conditions subies par des embryons dont la croissance a lieu sans l'aide des parents.

Les phénomènes de digestion des membranes d'enveloppe chez des Poissons, présentent un certain caractère de généralité ; elles ne se rencontrent pas seulement chez les Téléostéens; en effet, dans l'œuf des Sélaciens, on assiste à une dissolution progressive des glaires et du gluten autour de l'embryon, tandis que la coque extérieure, dans ses parties dures et cornées, reste intacte. Le mécanisme d'éclosion présente dans chaque classe de Vertébrés, et pour chaque espèce, suivant ses conditions éthologiques spéciales, des particularités qui tiennent au nombre, à la forme et à la constitution des membranes d'enveloppe ; l'origine variée de celles-ci, ovarienne, tubaire, utérine, d'où dépend leur structure, peut expliquer, jusqu'à un certain point, la manière dont elles se comportent vis-à-vis des *excreta* déversés dans le milieu ovulaire. Les réactions de l'ectoderme se montrent aussi fort différentes; elles varient, non seulement dans les différents groupes d'animaux, mais chez le même embryon, suivant l'époque du développement ; cependant, quelles qu'elles soient, elles peuvent être considérées comme une réponse de l'organisme aux excitations venues du milieu ambiant.

Toutes les fonctions embryonnaires étudiées doivent donc être rapportées à des « *causes actuelles* », suivant la conception de Delage (1895). Les diverses parties du germe se développent en fonction du milieu où elles se trouvent placées, mais il paraît naturel que certains organes reçoivent et manifestent, d'une façon plus marquée que d'autres, l'inflence des conditions externes. Le caractère occasionnel de l'Irritabilité ectodermique aneurale des Amphibiens et de la fonction des cellules géantes de Beard chez les Sélaciens est, ainsi que nous l'avons vu plus haut, nettement établi. Il est probable que les recherches entreprises sur la distribution, parmi les Sélaciens, de la « Contraction aneurale

rythmée des myotomes, aboutiront à constater que, de même que les fonctions précédentes, celle-ci est liée à la vie intra-ovulaire des embryons développés en dehors des parents.

Le milieu dans lequel s'effectue, depuis de nombreuses générations, la croissance des œufs pondus et dans la nature, ne montre guère de changement; les variations des conditions externes, abandonnés pendant la saison du frai, sont très faibles d'une année à l'autre; aussi l'opposition entre le *caractère transitoire* des fonctions embryonnaires et la *constance* du milieu est-elle à souligner.

Toutefois les phénomènes de mouvement, auxquels se rapportent la plupart des fonctions signalées, ne cessent pas de se produire parce qu'une de ces fonctions disparaît ; les mouvements changent d'aspect, prennent une allure différente, en rapport avec les nouvelles influences qui les dirigent, mais ils n'en continuent pas moins d'exister.

Le caractère *actuel* des manifestations embryonnaires se précise encore si l'on aborde le problème de leur utilité. La sécrétion du revêtement cutané chez les Téléostéens vient sans nul doute faciliter leur éclosion. L'effet utile des premiers mouvements du corps, dans les différentes classes de vertébrés anamniotes, est plus délicat à apprécier; il est cependant aisé de constater qu'ils n'ont qu'un rapport fort éloigné avec les progrès de la locomotion. Les mouvements sont naturellement sous la dépendance des conditions mécaniques qui résultent de la forme de l'œuf (**1914** *b*), mais, ni chez les Sélaciens, ni chez les Téléostéens (*Trutta*), ni chez les Amphibiens, leur évolution ne peut être envisagée comme un acheminement graduel vers le mode de la progression définitive. Leur signification, chez des embryons pourvus d'un vitellus abondant, enfermés dans une coque épaisse, et qui n'ont pas à « chercher » leur nourriture, n'est pas la même que chez une larve libre ; ils contribuent certes à l'entretien de la vie, mais d'une manière différente. Ils agissent ici *en favorisant la nutrition des tissus;* qu'ils soient exécutés d'une façon aneurale rythmée chez les Sélaciens, et plus tard entretenus chez eux par une organisation nerveuse primitive, qu'ils soient rendus plus fréquents chez les Amphibiens par l'extension à toute la surface du corps du territoire excitable, ils paraissent avoir pour effet de faciliter la circulation du liquide intérieur, d'aider à l'élimination des déchets dans la cavité cœlomique et au dehors, et de favoriser la respiration. Ils ne déterminent pas seulement une succession de pressions et de relâchements dans la zone de flexion du corps, mais un

brassage du liquide périembryonnaire, intermédiaire entre l'embryon et l'ambiance externe. Etablis à un moment où le battement cardiaque n'existe pas encore (Sélaciens **1914** *a*), ou vient seulement de se produire (Amphibiens **1914** *c*), chez des embryons déjà avancés dans leur croissance, les mouvements du corps contribuent surtout à la répartition des matériaux nutritifs et d'échange.

J'ai montré que chez la Truite (**1914** *b*) les contractions, dans un milieu carboné, devenaient plus fréquentes et plus vives que dans un milieu oxygéné ; mais, d'autre part, il est certain, comme HARRISON (**1904**) l'a signalé le premier, chez les têtards de *Rana palustris* et de *Rana virescens*, que le développement des Vertébrés inférieurs peut être mené à bien, dans un milieu aéré, malgré l'immobilisation prolongée des embryons par le chlorétone ; j'ai pu vérifier le fait chez beaucoup d'Amphibiens et de Poissons. Si donc il est indéniable que les mouvements primitifs concourent à la respiration, à l'excrétion, à la circulation, leur jeu n'est pas indispensable à la continuation du développement ; l'efficacité reconnue de leur intervention se montre intermittente et subordonnée aux circonstances ; cependant leur exécution donne, sans doute, aux processus de la croissance une allure plus régulière.

Il est intéressant de constater que BALFOUR (**1876**, M. E., t. I, p. 324), sans avoir remarqué l'automatisme des premiers mouvements chez les Sélaciens, a pourtant saisi le caractère embryonnaire spécial de la fonction motrice : « Il peut être bien de dire tout de suite que ces muscles ne forment « qu'une très petite partie des muscles qui apparaissent définitivement, « lesquels sont développés à une période beaucoup plus tardive grâce aux « cellules restantes des protovertèbres. La bande développée à ce stade « paraît être une formation spéciale qui est née par l'action d'une sélec- « tion naturelle, pour rendre l'embryon capable de trouver les conditions « nécessaires à sa respiration, par un mouvement continuel, et ainsi de « soumettre son corps aux influences d'une oxydation renouvelée ; et, « comme telle, elle fournit un exemple intéressant d'une structure « importante, acquise pendant et pour la vie embryonnaire. »

La disparition des fonctions embryonnaires est le résultat d'une véritable métamorphose ; car, en admettant que le changement soit limité à un appareil spécialisé, ou même réduit à un simple remaniement cellulaire à l'intérieur d'un organe, il n'en est pas moins conditionné par une modification générale de l'être vivant. Dans le cas de l'irritabilité ectodermique aneurale des Amphibiens, le changement est

brusque ; chez les Sélaciens, la disparition de la contraction rythmée aneurale et celle des cellules dorsales géantes de la moelle se font graduellement ; mais la vitesse des transformations ne modifie pas leur nature. Si les fonctions embryonnaires résultent des interactions actuelles qui se passent entre le germe et le milieu ambiant, leur disparition prouve, en raison de la constance des conditions externes, que le changement provient de modifications du milieu intérieur, c'est-à-dire qu'il s'est institué, entre les tissus plus évolués, des corrélations organiques nouvelles qui ne permettent pas la conservation des structures primitives, devenues inadéquates à l'ensemble de l'activité embryonnaire. Si donc l'avènement d'une fonction embryonnaire se présente comme l'effet d'interactions entre un état structural peu différencié et les conditions ambiantes, sa déchéance, à un stade ultérieur du développement, s'explique comme le résultat d'une discordance entre la structure spécialisée, précocement acquise, et les conditions nouvelles du milieu intérieur, sans qu'il soit encore possible de préciser le changement de conditions survenu.

VII

Le plan du mémoire est très simple ; après un chapitre de technique où le mode d'élevage et les procédés d'examen sont donnés, j'étudie successivement les stades G, H, I, pendant lesquels se manifeste la contraction rythmée aneurale des myotomes. Chacun d'eux comporte une description anatomique et physiologique, suivie d'une vue d'ensemble des résultats acquis. L'étude de morphologie topographique qui, à chaque étape, précède l'examen du mouvement et de l'irritabilité, permet de rapporter à des moments précis de l'ontogenèse les modifications graduelles des déplacements. Dans chaque étude physiologique de synthèse, les phénomènes généraux de l'activité musculaire ont été séparés des faits particuliers relatifs à la croissance. Après l'exposé des observations personnelles, je discute les opinions des auteurs sur le même sujet et je compare la contraction rythmée des muscles du squelette à celle du cœur embryonnaire. Le dernier chapitre résume les données acquises et les rassemble autour de deux signes principaux, le rythme et l'allure invariable du mouvement, dont la valeur comparée et le déterminisme sont examinés.

Je suis heureux d'avoir l'occasion de témoigner ma gratitude aux Maîtres qui ont guidé mes efforts. Je garde fidèlement le souvenir du très

regretté professeur ALFRED GIARD, qui m'initia aux études biologiques et me les fit aimer. Le professeur HOUSSAY dirigea mes premiers travaux sur le déterminisme du développement et de la régénération et m'accueillit avec la plus grande bienveillance dans son Laboratoire de l'École Normale Supérieure ; il n'a cessé de s'intéresser à mes recherches et j'ai plaisir à lui renouveler l'expression de mon affectueuse reconnaissance. Depuis 1904, je suis attaché à la chaire d'anatomie comparée de la Sorbonne. Je prie mon éminent Maître, M. le professeur PRUVOT, directeur du Laboratoire Arago de Banyuls-sur-Mer, et M. RACOVITZA, directeur-adjoint de cette Station, d'agréer mes remerciements pour leurs conseils éclairés et les grandes facilités de travail qu'ils m'ont accordées.

CHAPITRE PREMIER

TECHNIQUE

I. Procédé d'élevage. — II. Modes et conditions d'examen : 1° Recherche de l'embryon ; 2° Préparation de la coque transparente ; 3° Eclairage ; 4° Température ; 5° Ouverture de la coque ; 6° Inspection physiologique ; 7° Enregistrement ; 8° Examen anatomique.

I. Procédé d'élevage

Les œufs de *Scylliorhinus canicula* peuvent être récoltés en mer, où on les trouve attachés par leurs vrilles à des touffes d'Algues et de Bryozoaires, mais il est plus simple, quand on étudie la première moitié de la vie ovulaire et que l'on ne doit pas attendre longtemps le stade d'examen, de prendre les œufs dans l'oviducte des femelles apportées par les pêcheurs ; ils sont immédiatement plongés dans l'eau de mer, emportés au Laboratoire et placés, autant que possible, à une température constante, entre 12° et 15° C. L'élevage est facile à réaliser au bord de la mer, où l'eau est renouvelée à volonté ; mais il est possible de suivre tout le développement dans les laboratoires terrestres.

J'ai reçu, en bon état, à Paris, du Laboratoire maritime Lacaze-Duthiers de Roscoff, des œufs à tous les stades, depuis le début de la segmentation. Au début du développement, ils voyagent mieux que plus tard aux stades J, K, L, M ; à cette époque l'embryon est plus grand, plus exigeant sur le degré d'oxygénation du milieu, plus délicat aux heurts parce qu'il est plus mobile dans une chambre périembryonnaire plus spacieuse. Des œufs, au stade F, ont pu, sans souffrir, mettre huit jours

à parvenir à destination à une température de 16° environ. A partir du stade O, quand la communication existe entre l'intérieur de la coque et le milieu ambiant, par les boutonnières des extrémités, la mort d'un embryon entraîne celle de tous les voisins du même récipient. Les précautions à recommander pour l'envoi sont celles-ci : ne mettre que trois œufs par bocal de deux litres ; les suspendre en pleine eau par un de leurs filaments fixé au bouchon ; remplir complètement le bocal ; marquer le dessus du colis. A la réception, on verse les œufs et l'eau de mer dans un grand cristallisoir plat, de façon que la hauteur d'eau au-dessus des œufs ne dépasse pas 4 à 5 cm., on note la température pour avoir un élément d'information sur les conditions du voyage, on nettoie la surface des coques, on recouvre le cristallisoir et on le place dans une salle retirée et fraîche, où le soleil ne pénètre pas et où la température soit, autant que possible, constante et voisine de 14°. Si ces conditions sont remplies, il suffit tous les deux ou trois jours d'aérer l'eau par un secouage prolongé, puis de la filtrer ; cependant, tous les quinze jours environ, il vaut mieux mettre les œufs dans une eau de mer nouvelle, reçue récemment.

A moins d'avoir à sa disposition une chambre à température constante, ce sont les mois d'automne et surtout ceux de printemps, où la ponte est abondante, qui sont les plus favorables à une étude suivie.

II. Modes et Conditions d'examen

1° Recherche de l'embryon. — L'examen des œufs doit être pratiqué dès l'arrivée. On commence par différencier les coques les unes des autres par le nombre et la longueur des vrilles d'attache qu'on leur laisse. On cherche ensuite à préciser l'âge des embryons. Mais il faut d'abord les trouver dans l'enveloppe opaque. La manière dont ils sont disposés dans le bocal d'envoi a pour cela quelque importance ; en effet, en raison de la densité moindre du pôle animal, l'équilibre du vitellus est tel que l'embryon, sauf tout au début, est toujours tourné vers le haut. Si donc on a la précaution de noter la position de la coque, à l'arrivée, la zone de recherche est déjà circonscrite. L'opacité de l'enveloppe n'est pas toujours la même ; il est des enveloppes claires, d'autres foncées ; chez les premières, en interposant la coque entre l'œil et une source de vive lumière, on arrive vite et facilement à découvrir l'embryon, surtout à jour frisant ; chez les secondes, cette manœuvre ne

donne rien. C'est alors qu'il est intéressant de savoir à peu près où se trouve l'animal, grâce à la notation préalable de l'attitude dans le bocal d'envoi, car il n'est plus qu'une ressource pour l'apercevoir, c'est d'exfolier l'enveloppe, c'est-à-dire de lui enlever sa pellicule opaque. Dans l'ignorance de la situation approximative de l'embryon, il est préférable, plutôt que d'amincir toute la coque, de la placer pendant une journée, dans une position repérée, de la déposer au fond sur l'une des faces par exemple, ou encore de la suspendre par une extrémité, pour n'avoir à enlever de lamelle opaque que dans la région la plus élevée.

2° Préparation de la coque transparente. — Que les enveloppes soient claires ou foncées, il y a toujours intérêt à regarder les embryons à travers une membrane transparente ; aussi faut-il toujours préparer les œufs. On pourrait ouvrir la coque et voir l'embryon à nu ; mais celui-ci ne résiste à l'eau de mer que quelques heures ; il est donc sacrifié par cette manœuvre et d'une façon inutile, puisqu'on le voit presque aussi bien dans l'œuf quand l'enveloppe a été amincie ; la préparation de la coque donne donc le grand avantage de suivre l'évolution du même embryon tout le temps désirable.

Il s'agit d'enlever la pellicule superficielle, ainsi que His le pratiquait déjà en 1897. Voici le procédé qui m'a paru le plus commode. Je me sers d'une lame très mince de rasoir mécanique. Tenant l'œuf de la main gauche, j'enlève parallèlement à la surface, avec la main droite, des copeaux d'enveloppe au-dessus de l'endroit où se trouve l'embryon, en ayant grand soin de ne faire aucune perforation. L'amincissement doit être assez étendu et il y a intérêt à le prolonger du côté où la lumière pénètre. On aplanit la surface éclaircie en enlevant les arêtes qui séparent les facettes d'ablation. Les œufs étant déposés à plat dans le cristallisoir d'élevage, l'embryon jeune ne tourne que très lentement vers le pôle dorsal de la boule vitelline ; on agrandit la fenêtre claire en suivant sa piste ; quand il s'arrête, il se trouve placé sous l'une des faces de la coque dans la meilleure situation pour être observé et pour se mouvoir librement. On voit combien il importe de conserver aux œufs la même attitude qui permet de retrouver le germe au même endroit dans les observations suivantes.

La constance d'une position procure à l'embryon l'avantage de conserver autour de lui l'atmosphère liquide favorable à ses déplacements, tandis qu'à tourner en divers sens, avec le gâteau vitellin, il rencontre de

nouveaux filaments glaireux qui le gênent, le tiennent renversé sur le flanc et restreignent sa mobilité.

3° Eclairage. — L'examen extemporané de l'allure générale des battements et du rythme, à l'œil nu ou à faible grossissement, n'exige que la lumière ordinaire du jour ou des lampes ; mais dès que le travail demande de la précision, la lumière diffuse est insuffisante ; elle ne ménage pas assez d'ombre et sépare mal l'animal de son support. On se sert alors d'une source lumineuse puissante, lampe à arc ou lampe Nernst, dont on n'utilise qu'un pinceau très étroit. Il est important de maintenir des conditions de température qui assurent la sécurité de l'embryon et garantissent la valeur des observations; on empêche l'élévation de la chaleur par l'interposition, sur le trajet des rayons, d'une cuve d'eau à faces parallèles ; d'autre part, le récipient, qui porte l'œuf, contient une large quantité d'eau de mer, qui contribue à empêcher l'échauffement. L'irritabilité des embryons par les changements de température est telle qu'il semble préférable de pratiquer les examens dans la salle même de l'élevage, où tout peut être rassemblé pour éviter les modifications de milieu qui dérèglent les mouvements.

La direction des rayons lumineux doit être rapprochée de l'horizontale, afin de ne pas éclairer en même temps le fond et l'animal ; quand celui-ci est soulevé légèrement par le pédicule sur le support vitellin, il est facile de l'isoler; quand le germe est plus jeune, l'éclairage frisant permet encore d'exagérer les creux et les saillies de sa surface. On a toujours intérêt à varier l'éclairement pour préciser un caractère. On peut, soit illuminer l'embryon sur fond sombre, soit rendre lumineuse, au contraire, la boule vitelline et apercevoir l'embryon en ombre portée, ou bien encore regarder celui-ci par transparence en portant la lumière sur un côté pendant qu'on examine le côté opposé. Il y a lieu parfois de combiner une position spéciale de l'embryon avec un éclairage particulier, d'employer par exemple la lumière diffuse du jour avec la clarté plus précise de la lampe, de pratiquer en même temps l'examen par transparence et l'examen par réflexion ; nous ne pouvons insister davantage sur les éventualités particulières.

4° Température. — Le degré de chaleur est un élément si important de l'activité des embryons qu'il est indispensable de le noter à chaque examen. Les sautes de température occasionnent une arythmie prolongée, mais, en milieu constant et quelque soit la température de ce milieu, entre 8° et 20°, les associations du double mouvement rythmé

suivent leur cours habituel; elles se succèdent seulement à une vitesse d'autant plus rapide que la chaleur est plus élevée. Au delà ou en deçà de ces chiffres, la contraction devient anormale. Cependant on constate une certaine accoutumance aux températures extrêmes, quand elles sont persistantes, accoutumance qui se manifeste par une tendance à la régulation des mouvements.

Je n'ai point cherché, dans le présent mémoire, à provoquer les fluctuations du rythme ; j'expose les faits tels qu'ils se sont présentés, sans excepter les dérèglements occasionnels inhérents à un travail de laboratoire effectué en toutes saisons. La température ambiante fut, à peu près, la seule condition influente que je n'aie pu conduire à ma guise ; j'ai dû composer avec elle et noter les variations du mouvement consécutives à ses changements. J'ai retiré de cette étude le bénéfice de voir la contraction rythmée prendre, sous l'influence de ce facteur, des aspects divers qui m'ont fourni d'utiles renseignements.

5° Ouverture de la coque. — Il est fort instructif de suivre l'évolution du mouvement le plus longtemps possible sur le même embryon, à travers l'enveloppe. Cependant, quand on veut fixer, d'une façon absolument précise, l'instant anatomique d'un fonctionnement, ou pratiquer une expérience directe, il faut ouvrir la coque. Cette intervention détermine deux résultats différents, suivant l'époque de l'onto génèse où elle est pratiquée. Avant le percement naturel des fentes placées aux extrémités des contreforts latéraux, c'est-à-dire avant le stade O de Balfour, l'embryon, prématurément plongé dans l'eau de mer, meurt au bout de quelques heures; mais au stade O, quand les boutonnières perforées de la coque ont établi une communication normale entre les milieux intra-ovulaire et externe, l'embryon peut vivre au contact direct de l'eau de mer, en dehors de son enveloppe, à condition qu'aucune érosion de la boule vitelline ne donne une porte d'entrée à l'infection.

Voici le procédé d'ouverture qui semble préférable : il s'agit d'enlever largement la face dorsale de l'enveloppe, de façon à laisser l'embryon couché sur le vitellus au fond de celle-ci. Tandis que la coque sortie de l'eau est tenue horizontalement de la main gauche, on perce sa paroi près d'une extrémité avec la pointe de forts ciseaux tenus de la main droite ; on sectionne ensuite la face dorsale de la coque autour de l'embryon, d'abord le long des contreforts latéraux, puis transversalement, de façon à découper et à libérer un clapet dorsal. On saisit celui-ci

avec une pince et on le soulève directement en haut; des glaires sont attirées qui adhèrent à sa face profonde ; dans l'arrachement, elles peuvent faire tourner d'un côté ou de l'autre le gâteau vitellin ; on surveille donc la position de celui-ci, tirant le clapet de-ci de-là pour empêcher le retournement du vitellus ; avec les doigts on sectionne au besoin les glaires sur le bord tranchant de l'orifice qui vient d'être pratiqué. Le clapet enlevé, on remet à l'eau la coque, qui a l'aspect d'un bateau, d'une nacelle, où l'embryon se trouve dorsal et médian par rapport au vitellus, si la manœuvre est bien exécutée. L'œuf une fois remis dans l'eau, l'embryon reprend ses mouvements ; mais il est parfois besoin d'écarter les glaires qui le gênent encore, en passant le long de son corps un instrument mousse.

L'embryon des stades G, H, I, ne vit, en dehors du milieu ovulaire, que six à huit heures, à une température de 15°. Le mouvement présente parfois, au contact de l'eau de mer, un surcroît d'activité et ne retrouve sa régularité qu'au bout de quelques minutes. Après trois et quatre heures, l'embryon montre souvent des signes de faiblesse ; on observe d'ailleurs, dans la résistance offerte et la longueur de la survie, des différences considérables, qui tiennent à l'état antérieur des embryons, à leur âge et à la façon dont ils ont été traités pendant l'éclosion artificielle.

6° Inspection physiologique. — La plupart des examens ont été pratiqués à l'aide du microscope binoculaire. L'ensemble du mouvement s'aperçoit bien, sous l'oculaire I, avec l'objectif de 55 mm., ou l'a^0, de Zeiss. Quand on veut saisir la contraction des myotomes, il est nécessaire de grossir davantage et d'employer par exemple l'oculaire II, avec les objectifs a^2 ou a^3 ; l'oculaire IV est trop sombre.

La répétition fidèle du même mouvement rend possible d'en fixer les caractères avec sûreté et m'a permis de reproduire quelques tracés linéaires des flexuosités axiales qui schématisent l'allure des déplacements. Le dessin anatomique détaillé a toujours été fait sur l'animal immobile, frais ou fixé.

La contraction se répète, pour une température de 16°, à la vitesse moyenne d'une toutes les deux secondes ; cette rapidité n'est pas telle qu'on ne puisse estimer, à une simple inspection, la valeur de la flexion pour tous les territoires, ainsi que le mode de l'onde propagée, et, en général, tous les phénomènes qui ont trait à la position du corps dans l'espace. Il en est autrement des événements qui se succèdent *dans le*

temps, et qui se rapportent aux combinaisons diverses et successives des mouvements ; l'obligation s'impose alors de séparer la constatation des faits, de la réflexion qui étudie leurs rapports et discute leur coordination. L'essai d'isoler mentalement, dans l'ensemble des mouvements, certaines particularités du rythme, en portant sur elles, à travers les renouvellements successifs, une attention exclusive, augmente le pouvoir d'analyse, mais n'aboutit pas à découvrir le mécanisme intime des phénomènes. Un enregistrement des associations bilatérales de mouvements apparaît comme nécessaire pour comprendre leur succession.

7° Enregistrement. — I. *Procédés.* Deux procédés de précision pouvaient être employés : l'inscription graphique et la chronophotographie. Ils ont tous deux leurs mérites et leurs difficultés ; j'apprécierai plus tard les uns et les autres au moment de publier les résultats qu'ils m'ont donnés.

Dans le courant de ce travail, je n'ai fait usage que de procédés simples et facilement accessibles. C'est uniquement en notant les attitudes successives des embryons que j'ai compris l'indépendance de chaque bande myotomique et que j'ai pu élucider le problème des combinaisons motrices. Les temps de chaque révolution furent mesurés grâce à un procédé d'analyse mentale que nous exposons plus loin. Ces moyens simples sont immédiatement à la portée de l'observateur, dans toutes les circonstances.

II. *Enregistrement des combinaisons motrices.* On sépare la désignation des attitudes de leur mode de succession en inscrivant, à la suite les unes des autres, par des abréviations ou des signes conventionnels, et dans l'ordre où elles se présentent, les diverses combinaisons des deux mouvements opposés, les égalisations, les claudications, les conjonctions, ainsi que la durée des temps de pause qui les séparent. On s'attache surtout à marquer exactement *la direction du premier mouvement.* Les notations sont poursuivies pendant plusieurs minutes ; puis, à tête reposée, la succession des faits recueillis est analysée pendant que l'esprit garde encore le souvenir des aspects divers que présentait chacun d'eux.

Une remarque générale s'impose, c'est que la combinaison des mouvements droit et gauche formée d'après l'intervalle qui sépare chacun d'eux (claudication, égalisation, rencontre) est purement *subjective.* Les mouvements sont indépendants et ne se combinent pas ; c'est notre esprit qui les associe, d'après le moment où ils se produisent, en réunissant les plus proches. Nous utilisons avec soin ces *associations*

visuelles ; nous en réglementons l'emploi (Voir Embryon S Ba[1], n° 10 du stade G), mais nous savons aussi qu'elles ne sont qu'un moyen de suivre les événements.

III. *Mesure du temps des révolutions.* 1° La *durée totale des périodes* est donnée avec une suffisante exactitude par un chronomètre ou mieux par un *métronome* dont on accorde les battements aux oscillations motricés ; le métronome est précieux en ce qu'il indique le temps à l'oreille pendant que les yeux sont occupés à suivre les mouvements.

2° Mais si le métronome mesure bien la durée complète des révolutions, il saisit plus difficilement *les temps particuliers de chaque phénomène.* Aussi, dans l'analyse intérieure des périodes, avons nous constamment fait usage d'une division chronologique qui est basée sur les particularités du mouvement lui-même et prend comme unité de temps la durée de la flexion céphalique. La tête rigide se déplace à droite, à gauche, et sert d'indice. On compte de 0 à 1 l'intervalle qu'elle met à parcourir la distance de la ligne médiane au point maximum d'écart. En procédant ainsi, je n'entreprends pas de mesurer la durée de la contraction musculaire elle-même; en effet, le déplacement de la tête résulte du resserrement d'un grand nombre de myotomes dont la contraction, par suite de la propagation, n'est pas simultanée. Je m'en tiens seulement au phénomène visible d'abduction céphalique; une fois le temps du phénomène évalué mentalement, je continue à compter 2, 3, 4..., *suivant la cadence donnée par lui.*

Le déplacement passif, ou de retour de la tête à la ligne médiane, se trouve aux stades G et H de durée sensiblement égale à celle de la flexion active, de sorte qu'on a, pendant cette période du développement, un moyen de contrôler si le premier temps a été établi correctement ; on est, en effet, quelquefois surpris par le départ du mouvement, et le premier temps peut être difficile à évaluer. Le second temps est toujours facile à mesurer parce que l'attention est attirée sur lui et que ses limites sont nettes : il commence au point mort de l'écart céphalique maximum et finit au retour de la tête à la ligne médiane.

Dans l'évaluation des temps, certaines erreurs sont à éviter. Il est nécessaire que la tête soit libre dans son déplacement, c'est-à-dire qu'elle ne soit pas gênée par le mouvement opposé et qu'aucun obstacle mécanique extérieur ne limite son transport. Il faut aussi prendre garde, au seuil du stade I, que le retour passif est plus lent à sa terminaison qu'à

son début ; car, à mesure que la courbe active se prononce, le redressement élastique du corps devient plus difficile ; il est toujours complet, mais la vitesse de son parcours varie ; elle est maximum au plus fort de la flexion, minimum près de la ligne axiale.

Suivant la rapidité de renouvellement des contractions, on obtient pour une révolution, avec la cadence basée sur la durée de la flexion céphalique prise comme unité, un nombre de temps plus ou moins grand, par lequel il suffit de diviser le chiffre de la durée totale, marqué en secondes par le métronome, pour connaître assez exactement la valeur réelle des temps que mettent à s'accomplir les principaux phénomènes : la flexion, le retour, la pause. Il n'est pas difficile de compter mentalement 10 à 20 temps avec une cadence régulière et il est rare qu'on soit obligé de compter davantage. A une température basse (8°), la révolution devient plus longue, mais alors le renouvellement de la contraction n'est plus rythmé.

Dans l'analyse des phénomènes, *il est aussi utile de connaître le rapport qui lie le temps de la contraction à celui de la détente, que de mesurer la durée entière des révolutions.* Le procédé de numération employé donne à la fois les deux renseignements. Ainsi, en comparant le nombre des temps que dure une révolution musculaire, à des températures différentes, on voit le chiffre monter quand l'activité est amoindrie et diminuer quand elle est plus vive. A une température élevée, le premier mouvement est accéléré et il s'ensuit une rapidité de numération plus grande, mais la période de relâchement du muscle aussi est écourtée et, fait intéressant, *la durée de cette détente diminue plus vite que celle de la période de contraction.* C'est pourquoi quand la chaleur monte (jusqu'à 20°), le nombre des temps comptés dans une révolution musculaire diminue rapidement ; ainsi de 12 temps à 14°, il passe à 4 temps à 18°.

Ces changements dans le nombre des temps suivant les températures, constatés au moment même de l'observation, sans qu'un instrument de contrôle soit nécessaire pour les établir, sont très précieux pour la comparaison des réactions, dans les conditions variables d'un examen ; et quand le milieu est constant, la fixité reconnue du nombre des temps dans les périodes successives, garantit leur régularité. Le rythme des contractions est en effet le caractère capital de la fonction musculaire aneurale ; le temps réel que durent les révolutions est d'importance secondaire ; tout l'intérêt se concentre sur la comparaison des

temps que durent les révolutions successives et sur les événements particuliers qui se passent à chacun d'eux.

La comparaison des résultats de l'enregistrement mental doit être limitée à un seul stade ; car à mesure que plus de myotomes participent à la flexion et que la courbe devient plus prononcée, le premier temps devient plus long et, par conséquent, pour une durée égale, le nombre des temps comptés diminue. *Le premier temps augmente de durée avec la croissance* (voir stade I). Un même nombre de temps, constaté à deux moments différents du développement, signifie donc une durée plus longue au stade le plus avancé, et une durée plus courte au stade le plus précoce.

8° Examen anatomique. — *a*) *A travers la coque.* Sur le vivant, pendant les stades G, H, I, il est difficile d'apprécier exactement l'âge de l'embryon; celui-ci n'est pas en position de bien montrer tous ses caractères; placé au dessus de la boule vitelline il présente, en général, le dos à l'observateur. En faisant voyager le vitellus, par des inclinaisons diverses de l'enveloppe, on arrive à le renverser légèrement, mais comme il est transparent et de même couleur que le fond, on n'obtient guère, par ce procédé, de renseignements décisifs ; on ne constate, par exemple, le nombre exact des fentes branchiales que lorsqu'elles sont déjà bien formées. Les caractères les plus accessibles sont ceux de la face dorsale ; elle montre l'aspect du rhombencéphale, la disposition de la cuvette auriculaire, la longueur et la proportion des trois segments du corps, pédiculaire, antérieur, post-pédiculaire, soulignés par les mouvements. Au stade I, quand la queue s'enroule en crosse ventrale, sa véritable longueur échappe.

On n'arrive donc sur le vivant qu'à suivre difficilement le stade à travers l'enveloppe; pour fixer exactement les caractères anatomiques, un examen direct de l'embryon, hors de l'enveloppe, s'impose.

b) *La coque ouverte.* La vue de l'animal en position dorsale sur le haut du vitellus et simplement débarrassé des glaires qui l'entourent, ne suffit pas encore pour déterminer l'époque précise du développement. Il est nécessaire de le mettre de profil, d'examiner ses faces latérales, à la fois en lumière transmise et par réflexion ; on précise ainsi l'état des fentes branchiales et on observe le cœur ; il y a même intérêt pour cette observation à interposer derrière la région cardiaque et branchiale un écran foncé.

Mais du moment que la coque est ouverte, l'embryon des stades

de contraction aneurale est destiné à périr. Il est dès lors préférable d'attendre la fin de l'observation ou de l'expérience pour saisir ses caractères. On peut estimer utile de le détacher avec son plateau vitellin de sustentation et, par cette manœuvre, de le conserver à l'état de vie atténuée pendant une heure environ; mais nous avons reconnu que pour être certain de l'étudier dans son attitude normale et ses rapports naturels, il valait mieux *le fixer en place*, au sommet de la boule vitelline, et effectuer ensuite, après coup, les constatations morphologiques. Ces précautions sont même absolument nécessaires si l'on veut préciser les relations mécaniques qui lient l'animal à son milieu dans la chambre embryonnaire. La connaissance de ces rapports est très importante et sans elle il est vain de chercher le déterminisme rigoureux des mouvements.

Par la fixation au formol neutre, à 10-20 p. 100, les tissus restent suffisamment transparents pour que l'étude consécutive, en lumière transmise, apporte presque autant de renseignements que l'examen sur le vivant. Nous avons varié les fixateurs, mais employé surtout le formol picrique, diverses liqueurs chromo-osmiques, le sublimé ; la diversité des fixations permet d'obtenir des opacités différentes et des variations d'aspect, utiles à l'examen topographique.

Les dessins, silhouettés à la chambre claire d'Abbe, sont accompagnés d'une échelle de dimensions, graduée en millimètres.

CHAPITRE II

Le stade G.

La première contraction apparaît tout à la fin du stade G. Le début de la fonction musculaire se fait aussi exactement au cours du développement que l'apparition d'un caractère anatomique, que la formation des fentes branchiales, des saillies oculaires, des fossettes olfactives. Il est l'expression d'un état structural de la fibre musculaire, qui entraîne son activité. Le fonctionnement paraît d'abord dans les myotomes antérieurs, les premiers nés dans l'ontogenèse, puis envahit successivement les myotomes postérieurs, dont l'aptitude à la contraction marque une étape ultérieure du développement. Le passage de l'inertie à la mobilité, pour les premiers myotomes, est un événement

considérable et soudain, qui attire l'attention plus qu'aucun phénomène morphologique, dont la naissance se montre toujours lente et progressive.

Les embryons vivants, étudiés en vue de l'apparition des mouvements, ont été répartis en deux groupes suivant les conditions biologiques où ils étaient placés. La plupart furent examinés *pendant l'été*, à la Sorbonne, à une température de 18° environ, supérieure d'environ 4° à la normale. Cette élévation de température accélère le développement et augmente la fréquence des contractions, mais ne les altère pas. Elle donne l'avantage de prévoir et permet d'attendre, à *quelques heures près*, la première oscillation ; elle aide par conséquent à en fixer les caractères. Les trois derniers embryons examinés ont été suivis *en hiver* au Laboratoire Arago de Banyuls-sur-Mer, à une température plus basse, soit voisine de la normale (14°), soit légèrement inférieure à celle-ci (12°). Les premiers mouvements sont alors ralentis, peu étendus, longs à venir, difficiles à prévoir dans leur apparition ; mais en revanche l'analyse des flexions est plus aisée et conduit à des résultats plus importants.

§ I. DESCRIPTION DES EMBRYONS

I. Caractères anatomiques

1° Aspect d'un embryon vivant (I), au début du stade (fig. I) (p. 252) ; 2° Aspect d'un embryon vivant, encore inerte (II), à la fin du stade (fig. II) (p. 254) ; 3° Etude d'un embryon fixé, encore inerte (III), à la fin du stade (fig. III-VI) (p. 255) ; 4° Les caractères des embryons vivants à l'apparition du mouvement (fig. VII-XIII) (p. 263) ; 5° Comparaison avec les types classiques su stade G : 1° Type de BALFOUR ; 2° Type de H.-E et F. ZIEGLER. (p. 265).

Voici d'abord l'aspect de deux embryons vivants, immobiles, appartenant l'un au début, l'autre à la fin du stade ; nous examinons ensuite un embryon fixé, alors qu'il était encore inerte mais sur le point de se mouvoir ; nous passons finalement en revue les embryons mobiles et vivants dont l'observation physiologique est donnée plus loin.

1° *Aspect d'un embryon vivant* (I) *vu à travers la coque au début du stade* (fig. I).

Les premiers mouvements de cet embryon ont été observés (Embryon *d*, n° 7, fig. XII) vingt-deux heures après l'exécution de la figure I ; le second dessin (fig. XII), fait à l'apparition du mouvement, montre les changements très rapides effectués en ce laps de temps, à une température de 18°. La comparaison des deux images et la connaissance des transformations qui se sont produites entre elles fournit, pour

toute figure d'embryon intermédiaire, des éléments précieux d'information sur le moment d'apparition de la mobilité.

Pendant la plus grande partie du stade, l'embryon, vu par la face dorsale, a l'aspect d'une petite baguette rigide, opaque et blanche, longue de 2 mm. 8 à 3 mm. 5, portée par la partie postérieure d'un blastoderme plat, déjà très étalé. La gouttière nerveuse vient de se fermer par la réunion de ses bords, mais la trace de cette jonction persiste sous l'aspect de deux fissures médianes, placées l'une en avant, au niveau d'un renflement qui se révèle comme le neuromère de la VIIe paire crânienne, l'autre à la partie la plus reculée du tube nerveux, au-dessus du canal neurentérique. Les deux extrémités du corps sont très élargies. Les lobes caudaux font une forte saillie latérale. Le cerveau est à son maximum d'expansion transversale, après fermeture de sa cavité. La région commune encore à la Ve paire et au cerveau moyen est la plus étalée ; la membrane mince, semi-transparente qui constitue le toit de sa partie centrale est grisâtre et voile imparfaitement l'ombre dense très visible de la cavité nerveuse sous-jacente. Les trois vésicules cérébrales primitives ne sont pas distinctes ; leur emplacement ultérieur peut à peine être soupçonné. Il est bien certain qu'aucune limite ne s'aperçoit entre le rhombencéphale et le mésencéphale dans la partie la plus large de l'ampoule cérébrale et, d'autre part, aucune indication n'est encore fournie extérieurement d'une frontière entre le mésencéphale et le prosencéphale. Si l'on se reporte du reste au travail de Kupffer (1905), p. 69, on voit, à la figure 83, qu'un embryon d'*Acanthias* de 4 mm. de long et d'environ 30 métamères, donc plus âgé, montre les deux vésicules antérieures confondues en un archencéphale.

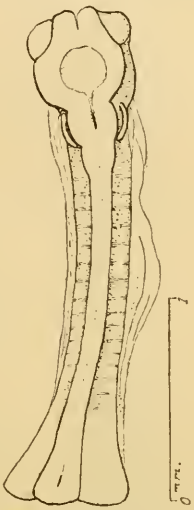


Fig. 1. Embryon *d* (N° 1, Anatomie ; N° 7, Physiologie du stade G) aperçu à travers la coque rendue transparente, 22 heures avant le mouvement : température d'élevage : 18° C.

Sur notre embryon, l'échancrure neuroporale est bien visible. Le canal neuroporique est-il ouvert ? Nous verrons plus loin, sur l'embryon fixé, qu'on peut affirmer sa perméabilité. De chaque côté de l'archentéron et au-dessous de lui, font saillie les deux vésicules optiques, qui dépassent à peine en dehors l'alignement latéral du cerveau. En arrière de la vésicule encéphalique, large, discoïdale, le renflement beaucoup moins ample du *Facial* est flanqué latéralement, à distance de la paroi nerveuse, de

deux croissants brillants, à concavité interne, qui encadrent la convexité de ce neuromère et constituent la partie dorsale des *placodes acoustiques* ; la naissance de ces derniers se révèle donc beaucoup plus précoce qu'on ne l'avait signalé jusqu'à présent. Le tube nerveux est continué, plus loin, par une nouvelle dilatation, plus petite que la précédente, ayant l'aspect d'un cône tronqué à base antérieure, où prendront plus tard leur origine les IXe et X^e^ paires.

Le tronc est la partie la plus étroite de la tige embryonnaire ; on peut y compter 17 métamères grâce aux traînées transversales plus foncées qui marquent les espaces intermétamériques ; la longueur totale est d'environ 2 mm. 5.

2° *Aspect d'un embryon vivant et inerte* (II) *vu à travers la coque à la fin du stade G* (fig. II).

Il mesure près de 3 mm. ; il commence ses mouvements six heures après cet examen, à une température de 18°. Nous le retrouverons au stade H (Embryon *z*, n° 4, fig. XX).

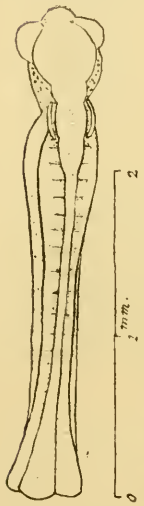


FIG. II. Embryon *z* (N° II, Anatomie du stade G) vu à travers la coque, 6 heures avant l'apparition du mouvement.

Les modifications morphologiques qui le distinguent du précédent sont les suivantes : le corps, plus étroit dans toutes ses parties, s'est développé dans le sens de la hauteur, au-dessus du vitellus ; les extrémités sont encore les parties les plus larges, mais elles s'étendent moins en dehors et la région cardiaque, dont le volume augmente, commence à être aperçue. La crête dorsale est bien constituée, la réunion des parois de la gouttière nerveuse est complète. La tête présente une saillie antérieure médiane, arrondie, constituée par la partie la plus basse de l'archentéron ; mais, par suite du recourbement ventral de l'extrémité antérieure, qui va de pair avec la voussure en dôme de la région rhombencéphalique, il devient difficile sur une vue dorsale d'apprécier exactement la croissance du cerveau. Les deux vésicules oculaires ont grandi et saillent latéralement pendant que la région commune aux cervaux moyen et postérieur se développe dans le sens de la hauteur, en perdant sa largeur primitive. L'archentéron est réuni à la région du facial par un talus nerveux médian. En avant du neuromère de la VIIe paire une différenciation neuromérique s'accomplit, qui n'est pas celle du trijumeau, mais celle du *renflement intermédiaire* aux deux paires nerveuses d'où ne

naît aucune racine dorsale (Locy 1895, Néal 1898). La tranche supérieure, scintillante à la lumière, des plaques auditives, présente avec plus de netteté l'aspect arciforme. *La région renflée, tronconique des IXe et X^e paires* continue d'opérer la transition entre la partie antérieure et large du rhombencéphale et le tube médullaire plus étroit. La distinction des myotomes est plus aisée qu'auparavant ; la lumière réfléchie les montre comme des territoires blanchâtres délimités par des intervalles plus foncés ; on en compte dix-neuf entre les placodes auditifs et les renflements caudaux.

3° *Etude d'un embryon encore inerte* (III) *et fixé à la fin du stade G* (fig. III-VI).

Après la fixation au formol neutre à 10 p. 100, sur place, pendant une heure, nous avons sectionné, au plus près de l'embryon, la paroi vitelline environnante, de façon à conserver la forme du pédicule vitellin. Nous examinerons cet embryon sous les quatre aspects suivants, qui ont été dessinés :

1°) Vu en lumière réfléchie par la face dorsale, comme les deux embryons vivants précédemment étudiés ; 2°) vu par la face dorsale, en transparence ; 3°) regardé en transparence par la face latérale gauche ; 4°) observé par la face ventrale sous le jet d'une lumière horizontale.

L'ensemble des caractères indique qu'il est parvenu à la fin du stade G, et sa comparaison avec les silhouettes des embryons mobiles et vivants donnés plus loin (fig. VII à XI) prouve qu'il est au seuil du mouvement. Son apparence un peu trapue et ramassée peut être attribuée à la rétraction du liquide fixateur. Sa longueur est de 2 mm. 8 après la formolisation, mais l'on doit estimer qu'il possédait un peu plus de 3 mm. avant elle.

Fig. III. Embryon N° III (Anatomie du stade G) non mobile et fixé. Région dorsale vue en lumière réfléchie.

La figure III, où nous le voyons de dos en lumière réfléchie, ressemble à la figure II. Cependant, certaines particularités désignent l'embryon III comme plus avancé que le II. Proportionnellement à la largeur du tronc, les renflements latéraux de l'extrémité caudale sont moins saillants et plus arrondis ; la crête dorsale, qui fait suite à la réunion des bords de la gouttière médullaire, s'étale moins à sa terminaison postérieure et se trouve encadrée dans la queue au lieu de faire

saillie en arrière d'elle. La région du neuromère préfacial, ou post-trigéminal, est mieux circonscrite, plus développée en hauteur ; elle se distingue plus complètement de la région cérébrale antérieure, elle-même plus ramassée et plus élevée dans le plan sagittal. En arrière d'elle se trouve le neuromère *facial*, plus bombé, flanqué latéralement des *placodes acoustiques*, concaves en dedans ; le raccord avec le tube médullaire se fait toujours par une région allongée, tronconique, où l'on ne distingue encore aucune spécification neuromérique. Les faces latérales de la tête sont plus dégagées. Le cerveau antérieur ne montre à une vue dorsale, comme chez l'embryon II, qu'une petite proéminence médiane ; la diminution de sa saillie résulte d'un recourbement ventral plus prononcé. Certains détails impossibles à déceler sur le vivant, sont visibles à un fort grossissement. Le plafond épendymaire, très mince, laisse transparaître la disposition intérieure des parois nerveuses et des cavités ; on voit en particulier l'ouverture plus sombre du mésencéphale déboucher, à plein canal, dans le rhombencéphale ; la partie antéro-supérieure de celui-ci n'est pas encore délimitée, mais son plancher, mieux formé que le toit, constitue déjà la partie basse de la fissure qui séparera, au stade suivant, les vésicules moyenne et postérieure.

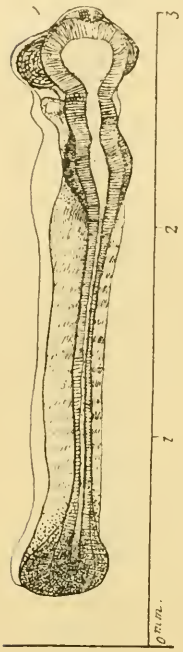


FIG. IV. Aspect dorsal, en lumière transmise, de l'embryon N° III (Anatomie du stade G) non mobile et fixé.

Superficiellement, le dos de l'embryon est parcouru, d'une extrémité à l'autre, par une crête ectodermique médiane d'où descendent latéralement deux plans inclinés, comme les versants d'un toit. Sous le tronc, on voit dépasser de chaque côté les bords latéraux du blastoderme vitellin, sectionnés longitudinalement.

Le nombre des protovertèbres est de vingt.

La figure IV représente l'aspect dorsal de l'embryon en lumière transmise ; elle nous dévoile les dilatations successives du tube nerveux en rapport avec les renflements extérieurs signalés. Cependant la partie claire centrale n'épouse pas absolument la forme des contours extérieurs ; en passant à travers le plancher nerveux, elle signale surtout l'épaisseur et la densité des parois latérales, plus développées à leur base qu'à leur sommet. On aperçoit d'abord, tout à fait en avant, la proéminence de la *région prosencéphalique*, dans laquelle on distingue trois teintes

différentes, et on localise cinq territoires : un médian longitudinal, le canal clair et très reconnaissable du *neuropore*, deux bandes sombres qui bordent celui-ci de chaque côté et qui correspondent à l'épaississement des parois neuroporiques et deux territoires externes, en demi-teinte, qui constituent les parois normales du cerveau. Derrière le bouton saillant du prosencéphale se place la *cavité mésencéphalique* très ample, qui ressemble au large ventre d'une fiole pansue, dont le fond serait dirigé en avant, tandis que le goulot étroit et annulaire s'allongerait dans le rhombencéphale. Deux ampoules seulement au lieu des trois renflements externes (fig. III) constituent les dilatations visibles de celui-ci ; elles correspondent en grande partie aux renflements extérieurs reconnus comme territoires *facial* et *préfacial*, mais elles les dépassent en avant et en arrière. L'ampoule postérieure, allongée jusqu'à la lumière plus étroite du tube médullaire comprend non seulement les origines dorsales de la VIIe paire mais aussi, dans sa région effilée, celles des IXe et X^e^ paires à peine ébauchées et sans trace de spécialisation. De même, l'ampoule antérieure ne comprend pas seulement la partie large qui constitue le neuromère intermédiaire au trijumeau et au facial, mais encore une petite région antérieure en forme d'anneau, placée à l'entrée du goulot rhombencéphalique, où les origines du trijumeau sont en formation. A ce niveau les parois latérales sont plus sombres et la clarté qui vient du fond est légèrement assombrie.

Les parois latérales de la dilatation faciale sont renforcées par les épaississements des placodes acoustiques. En arrière, la lumière très étroite du tube médullaire aboutit au canal neurentérique dont on ne peut que deviner l'entrée, au milieu de la tache dense et foncée que forme l'extrémité caudale. En avant, les vésicules oculaires montrent leurs saillies très obscures où l'on n'aperçoit aucune luminosité.

La figure V, qui présente en transparence la face latérale gauche, montre des détails suggestifs. Dans l'ensemble, l'embryon est cambré dorsalement ; la région ventrale de la tête est horizontale, mais sa région supérieure est très bombée ; le sommet de la convexité est situé au niveau de l'entrée du rhombencéphale tandis que la région auditive se trouve placée légèrement en contre-bas sur le versant postérieur du dôme céphalique. Ce versant de la tête est de beaucoup le plus long ; il se poursuit jusqu'à plus de moitié de la longueur de l'animal ; car le fond de l'enselure dorsale se place au sixième myotome post-auriculaire, compté en prenant pour points de repère les travées claires verticales qui seg-

mentent la masse musculo-branchiale en voie de développement. La partie postérieure du tronc n'est pas absolument horizontale, mais se relève d'une façon très légère vers la queue.

Dans le corps de l'embryon la particularité la plus frappante est le trajet de la chorde dorsale ; elle apparaît comme un ruban clair, étendu depuis l'œil jusqu'à la queue ; les parties supérieures des myotomes qui, sur une vue exactement latérale, la dépasseraient un peu vers le haut, dans les parties moyennes et antérieures du tronc tout au moins, se projettent à cause du relèvement du dos, plus bas que sa tranche dorsale, qui apparaît ininterrompue. On constate en avant, sur son parcours, quelques flexuosités. Le premier angle à sommet dorsal se place à la limite postérieure de l'archencéphale, au niveau où se formera plus tard la fissure rhombo-mésencéphalique ; la partie légèrement ascendante qui le suit correspond, en avant, à une région cérébrale, mi-foncée, qui est celle de l'origine du trijumeau et, en arrière, à une région claire qui est celle du neuromère intermédiaire ; puis, sous les VIIe, IXe et X^{e} paires crâniennes, une nouvelle inflexion borde la partie inférieure du placode acoustique. Plus loin, se voient, transversalement placés les uns derrière les autres, les espaces clairs intermyotomiques dont la partie dorsale ne peut être distinguée de la région brillante de la chorde ; au-dessus des premiers intervalles, la chorde présente un léger sillon et, entre les sillons, une légère convexité.

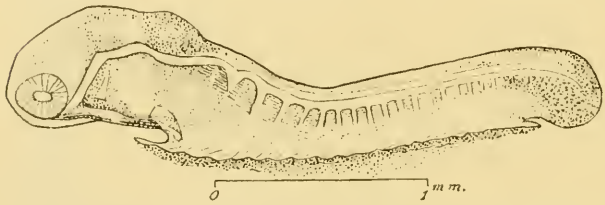


FIG. V. Face latérale gauche, vue un peu dorsalement, en transparence, de l'embryon N° III (Anatomie du stade G) non mobile et fixé, déjà représenté fig. III et IV.

Le dénombrement exact des premiers myotomes post-auriculaires par les contours extérieurs est toujours aléatoire ; au stade G, la distinction avec les arcs branchiaux en formation est difficile ; plus tard, le remaniement prolongé des myotomes sus-branchiaux, pendant le développement de la tête et des branchies, introduit, dans la région, des changements que l'attention la plus vive, aidée des meilleurs modes d'éclairement, ne parvient guère à débrouiller. Le long du corps, au contraire, les myotomes s'inscrivent nettement comme de petits rectangles sombres allongés verticalement et partout encadrés de clair, sauf à leur face ventrale ; pourtant, même de ce côté, ils sont souvent bordés d'une

ligne brillante ; au delà de celle-ci, pour les dix premiers myotomes, on aperçoit encore un petit prolongement ventral et grisâtre, effilé vers le bas, qui correspond, à n'en pas douter, à une épaisseur plus grande de la plaque pariétale. En admettant que la bande obscure placée derrière le placode auriculaire et devant le premier feston ventral de la chorde, représente le premier segment occipital, je compte en tout 20 myotomes. Le dernier se voit un peu en avant du niveau transversal de l'attache pédiculaire postérieure ; il est à peine visible, et ce peu de visibilité vient accroître l'incertitude d'un dénombrement conforme à la réalité. Cette incertitude s'accroît encore en raison des traces de subdivision que nous offrent les deux segments antérieurs qui, sous certaines incidences, paraissent : le premier, double, le second, triple.

La partie antérieure de la chorde semble se prolonger jusqu'au-dessous et en arrière de l'œil et d'autre part un ruban clair, partant de ce point, se dirige horizontalement en arrière en suivant, jusqu'au cœur, le plan ventral de la tête. Il existe à ce niveau une continuité apparente d'organes transparents, que la connaissance, poussée très loin, de l'anatomie dans cette région et un examen attentif permettent d'analyser exactement. La chorde se termine en réalité au-dessus du niveau transversal des vésicules oculaires et le tissu clair qui semble la prolonger vers le bas est celui de l'intestin préoral. La tige horizontale ventrale est une illusion provoquée par l'opacité plus grande du raphé médian bucco-pharyngien, représenté par la ligne foncée supérieure, tandis que l'espace clair sous-jacent est dessiné par les bords latéraux du plancher buccal qui descendent un peu plus bas.

Le tube nerveux nous présente successivement ses différentes parties. En avant, un grand espace clair signale le ventricule archencéphalique, au bas duquel, au niveau de la marge inférieure de la tête, se place l'opacité du globe oculaire ; au milieu de celui-ci se dessine une tache claire, premier indice du cristallin. En tournant l'embryon, sous le même éclairage, de la position de la figure IV à celle de la figure V, on constate que la délimitation des deux vésicules antérieure et moyenne, ébauchée sur la vue dorsale, correspond à la ligne sombre sus-oculaire de la vue latérale. La région dorsale de l'archencéphale est limitée, comme nous l'avons dit, par une paroi sombre qui part du premier angle de la chorde.

Le rhombencéphale présente des différences de lumière dont nous connaissons déjà la signification ; une première bande sombre, verticale,

correspond à l'origine dorsale postérieure de la Ve paire : peut-être doit-on voir dans la partie sombre placée en avant de l'angle chordal l'origine antérieure, thalamique du même nerf. La bande claire qui suit est la partie latérale du neuromère sans origine nerveuse spéciale. Puis vient le monticule sombre discoïdal, où se trouvent confondues les opacités résultant de l'origine des VIIe et IXe paires et du placode acoustique ; la VIIe paire correspond à l'avant et la IXe à l'arrière de la tache sensorielle ; la bande obscure qui prolonge en arrière la crête neurale fait soupçonner la possibilité d'une ébauche de la Xe paire. Plus loin, le tube médul laire se devine assez mal, comme un mince ruban clair suschordal dont l'extrémité postérieure disparaît dans le tissu compact de la queue.

Au-dessous de la chorde, nous apercevons, en avant, un premier territoire sombre triangulaire à base inférieure qui correspond à la région maxillaire ; en son milieu s'inscrit, en clair, un petit espace semblablement triangulaire qui montre avec beaucoup de netteté la « cavité mandibulaire » ; la bordure postérieure de celle-ci se trouve plus spécialement au-dessous de l'origine de la Ve paire. Derrière elle, la première fente branchiale est manifeste ; on sait qu'elle ne s'ouvre à l'extérieur qu'à une époque beaucoup plus reculée (stade K) ; elle a actuellement l'aspect d'une large tache brillante, plus étendue dans sa partie dorsale qui présente un maximum de clarté, qu'à sa partie inférieure ; sa base dorsale est placée au-dessous de la région transparente du rhombencéphale, intermédiaire aux Ve et VIIe paires nerveuses ; son sommet descend devant le péricarde. L'opacité de l'arc hyoïdien qui la borde en arrière se prolonge en bas jusqu'au point culminant de la région cardiaque et en haut, au-dessus de la chorde, sur la lisière antérieure du renflement acoustique.

La densité plus grande du territoire du nerf facial vis-à-vis de celui du trijumeau est en rapport avec la précocité de sa formation. Sous les régions moyenne et postérieure du placode acoustique, on aperçoit une région demi éclairée où la lueur centrale, encore indécise, marque la place où se formera la deuxième fente branchiale. L'apparition des fentes se révèle ainsi *d'une façon progressive*, dans les conditions excellentes des moyens d'études actuels. Les signes caractéristiques donnés par Balfour aux stades G, H, I, relatifs au nombre des fentes, et qui méritent d'être considérés comme le moyen le plus simple et le plus sûr de les reconnaître, ne conservent la valeur exacte que le grand embryologiste leur avait attribuée qu'à la condition que les embryons soient

examinés à un faible grossissement. En effet, il faut faire la part des moyens techniques plus perfectionnés que nous possédons, vis-à-vis de ceux que possédait Balfour et ne considérer comme « apparues » que les poches nettement visibles. La traînée d'ombre qui fait suite à la deuxième fente branchiale, dont nous avons pu deviner la place, s'étend en arrière et en bas jusqu'à près de la moitié de la longueur du corps ; sa lisière antérieure se trouve sous le pourtour postérieur du placode acoustique à l'endroit de l'origine probable de la IXe paire. Dans le haut de la région branchiale postérieure, la traînée d'ombre commence à être segmentée par les festons brillants des lignes intermétamériques. Le péricarde, visible en clair, a des limites peu précises et le cœur apparaît comme un canal horizontal et demi-transparent, plus large en arrière qu'en avant, qui traverse la cavité péricardique.

Les formations pharyngo-branchiales peuvent aussi être repérées sur les figures précédentes ; ainsi, en transparence, sur la figure IV, la cavité mandibulaire est facile à reconnaître comme un espace triangulaire bien encadré de parois plus foncées ; la lumière qui passe par la première fente branchiale est moins vive et moins bien délimitée ; le trait sinueux, que l'on voit border longitudinalement la paroi encéphalique ventrale gauche, est tracé par le bord dorso-latéral de la chorde. En lumière réfléchie, sur la figure III, la place des deux cavités antérieures mandibulaire et branchiale se révèle par une clarté plus grande ; on voit particulièrement bien le soulèvement de leur paroi externe ; la saillie mandibulaire, la plus éclairée, est aussi la plus forte. Au-dessous et en arrière du placode acoustique, on aperçoit un renflement plus étalé, au niveau duquel la deuxième poche branchiale est en formation ; plus bas et en avant, entre celle-ci et la première poche, transparaît la région cardiaque.

Si nous examinons maintenant le profil inférieur de la face latérale (fig. V), nous voyons que le pédicule vitellin est à peine formé ; il ne soulève pas l'embryon au-dessus du vitellus et ce sont les parois même du corps, développées en hauteur, qui dressent l'animal au-dessus du jaune. Le pédicule ne constitue donc pas encore un véritable socle, mais seulement une base rigide qui soutient l'embryon, en ne laissant dégagées que ses extrémités ; en avant, son point d'attache est au bas de la paroi péricardique antérieure ; en arrière, il se trouve au-devant de l'ouverture endodermique ventrale.

Il importe de préciser maintenant la signification de celle-ci. La

disposition des organes dans la région ventrale postérieure est montrée sur une figure spéciale (fig. VI). En raison de la position horizontale du rais lumineux venant frapper l'animal renversé sur le flanc, la chorde, flanquée des derniers myotomes, s'inscrit comme une tige rigide et obscure, amincie en arrière ; elle finit par un crochet recourbé qui passe très près de la paroi caudale postérieure. Le tube médullaire se trouve au-dessus d'elle, mais ne montre pas son contour. L'intérêt se concentre sur la face ventrale ; nous voyons, sur toute la longueur du renflement terminal, un sillon médian très net, qui est la trace de la séparation primitive des bourrelets caudaux et qui signale leur réunion récente. L'intestin caudal est donc fermé par dessous ; mais il s'ouvre, en avant des renflements caudaux, dans le prolongement de la rainure médiane qui les sépare, et le raphé qui provient de leur jonction forme même une petite languette saillante au bord postérieur de l'ouverture. Ce foisonnement cellulaire médian n'est que la partie la plus antérieure de la cloison du canal neurentérique, résultat de la suture des masses caudales (O. HERTWIG **1906**, p. 796, fig. 374-379). L'orifice endodermique se trouve-t-il à l'endroit où l'anus futur se formera ? Certainement non ; j'en donnerai la preuve aux stades suivants. Il n'est définitivement circonscrit que sur les parties postérieure et latérales ; en avant, les parois du corps laissent entre elles une *fente médio-ventrale* qui se prolonge, d'un calibre presque égal au diamètre de l'orifice terminal, jusqu'au péricarde. C'est en débarrassant toute la surface inférieure du pédicule de ses grains vitellins (fig. VI) qu'on découvre cet hiatus de la cavité splanchnique ; cependant l'ablation du vitellus laisse adhérente au bord de la fente une membrane transparente qui obture la cavité en passant d'une paroi à l'autre ; il s'agit probablement de la membrane endodermo-vitelline, que l'on reconnaît déjà présente sur les coupes au stade de la gastrula (**1917** *c*). Elle est réduite à un mince feuillet transparent sous la fente ; mais, sur les parties latérales, elles est renforcée par les feuillets blastodermiques qui tombent des flancs de l'embryon sur le jaune et qui la doublent déjà, en cet endroit, depuis le stade C. En arrière, cette membrane s'arrête à l'orifice de l'intestin caudal et, se réfléchissant sur le jaune, où elle se continue avec la membrane vitelline, laisse libre l'ouverture de la cavité

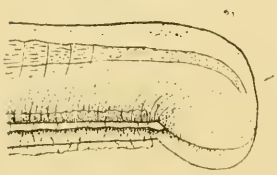


FIG. VI. Embryon N° III (Anatomie du stade G) déjà représenté figures III, IV, V. Aspect latéro-ventral gauche de l'extrémité postérieure, débarrassée des granules vitellins.

digestive abdominale. Quelle est la signification de cet orifice ? Elle peut être déduite des caractères anatomiques signalés, et spécialement de la persistance, à la partie antérieure de l'orifice, du plancher endodermo-vitellin, *comme au temps du blastopore.* Il semble donc légitime de le considérer comme une continuation de celui-ci. On ne peut, en tout cas, le désigner comme l'anus, ou du moins comme l'orifice extérieur du cloaque, dont la formation est beaucoup plus tardive. En suivant son évolution, nous verrons qu'il disparaît au stade H ; *la cavité endodermique ou digestive devient alors absolument close avant que la papille anale, qui marque la place de l'anus et de l'orifice cloacal futur, soit formée.*

En avant, la membrane endodermo-vitelline passe transversalement au-dessous de la région cardiaque et, dans la manœuvre d'ablation des couches vitellines au-dessous d'elle, on ne remarque aucune adhérence spéciale pouvant faire croire au début d'une formation cardio-vasculaire. Les feuillets blastodermiques se réfléchissent sur la boule vitelline au devant du cœur, comme sur les parties latérales. Ainsi que nous l'avons vu, cette réflexion n'existe pas encore en arrière. La figure 106 de H. E. Ziegler (1902) qui représente une section transversale du stade H de *Torpedo*, passant immédiatement derrière le pédicule, signale le manque de réunion des feuillets à ce niveau. Il est infiniment probable que la descente des feuillets blastodermiques sur le vitellus, derrière le pédicule, marque l'instant où le blastopore est définitivement fermé.

La queue, en l'absence de la papille anale, n'est pas encore constituée ; le centre formateur d'où elle tirera son origine se trouve dans le bourgeon terminal. Celui-ci, situé en arrière de l'orifice blastoporique, est de forme convexe dans ses parties dorsale et postérieure, concave et bifide à sa région ventrale ; sa largeur est un peu plus grande que celle du tronc. En transparence, il se montre très obscur dans la région postérieure (fig. IV) ; il y est même si dense qu'on ne peut, avec l'éclairage le plus vif, apercevoir aucune trace du canal neurentérique et de ses communications.

4° *Les caractères des embryons vivants, à l'apparition du mouvement.*

Les figures VII à XIII montrent l'aspect des embryons dont l'observation physiologique est exposée plus loin. J'ai cherché à établir, pour ces embryons, une concordance étroite entre les caractères habituels qu'ils présentent en vue dorsale et ceux qui se trouvent sur les faces

latérales ; la comparaison des figures VIII, X, XII, XIII, avec la figure de l'embryon N° III est, à ce point de vue, fort instructive. Chez les embryons vivants, les trois vésicules cérébrales, dites primitives, ne sont pas encore distinctes ; on aperçoit cependant la frontière entre le prosencéphale et le mésencéphale mieux que sur l'embryon III ; la première vésicule constitue toujours la saillie antérieure de la tête. Quant à la limite entre le mésencéphale et le rhombencéphale, elle n'est pas tracée ; le pli dorsal qui signalera plus tard leur séparation n'est pas visible, la fissure rhombo-mésencéphalique n'est pas formée. Le mésencéphale reste large et déborde latéralement la base des vésicules oculaires, dont la saillie s'accuse. En arrière de lui, le neuromère du trijumeau n'est pas délimité et l'on n'aperçoit encore, en avant du renflement facial, le premier en date, facile à repérer grâce à la présence des plaques auditives sur ses parties latérales, que le neuromère intermédiaire sans racine nerveuse dorsale. Plus loin, la région de la IXe paire fusiforme, se continue avec le tube médullaire plus étroit.

Les bords dorsaux des placodes auditifs débordent légèrement en arrière le fond des échancrures séparant les neuromères du facial et du glosso-pharyngien ; *ils ont donc reculé.* De plus, leur orientation s'est modifiée ; au lieu de se montrer concaves en dedans, ils sont devenus *rectilignes* (fig. VIII, XII) ; même, parfois, leur extrémité postérieure, passant dans la rainure située entre les neuromères des VIIe et IXe paires, *se tourne en dehors* (fig. VIII et XIII).

Si l'on suit, sur le vivant, l'évolution des neuromères rhombencéphaliques, le premier formé est celui du facial ; c'est à partir de lui que la différenciation des autres s'effectue, soit en avant soit en arrière, mais plus rapidement dans la première direction que dans la seconde.

Les caractères de la face dorsale indiquent que l'embryon mobile est un peu plus avancé que le N° III fixé (fig. III-VI). Le stade H, caractérisé par la présence de deux fentes branchiales, est tout près de la période que nous étudions ; à la température élevée de 18°, il n'en est même éloigné que de quelques heures. Comme nous le verrons plus loin (fig. XVII), les caractères de la face dorsale changent rapidement et l'embryon possède bientôt trois vésicules cérébrales distinctes.

La phase d'apparition du mouvement est très fugitive ; cependant il est facile de prévoir sa venue par la succession des caractères de la face dorsale que nous avons exposée. Il est bien évident qu'il existe entre les embryons des variations chronologiques légères ; peut-être même

sont-elles augmentées par les circonstances d'un élevage artificiel et d'un examen réitéré. Toutefois, malgré la proximité du stade H, nous n'avons pas vu la naissance du mouvement reculer jusqu'à lui.

5° *Comparaison avec les types classiques du stade G.*

Les deux formes les plus connues sont des embryons de *Torpedo.*

1° Celui de Fr. M. Balfour (1874 et 1876-78, pl. 3 et 8) possède dix-sept protovertèbres ; dans les deux mémoires publiés successivement, il s'agit bien du même embryon figuré, vu en transparence, par la face latérale gauche. Il est moins avancé que nos embryons II et III, mais nettement plus âgé que l'embryon I, sur lequel cependant nous avons compté déjà dix-sept protovertèbres. Une seule fente branchiale est dessinée ; le cristallin n'est pas apparu ; le cœur n'est pas figuré. Les extrémités céphalique et caudale sont beaucoup plus courbées vers le bas que chez l'embryon III (fig. v) ; elles descendent très au-dessous de l'attache au vitellus et déjà le pédicule est figuré comme une région définie qui montre une certaine hauteur verticale. Ces différences tiennent à ce que les précautions pour une fixation sur place n'ont pas été employées par Balfour. Aucune différenciation d'ombre et de lumière n'est faite dans le corps en dehors de l'œil, de la chorde, des myotomes et de la première fente branchiale. La queue est du double plus longue que chez l'embryon III (fig. v), mais ceci paraît une question d'espèce, car chez l'embryon figuré par Balfour, au stade H, et qui est un *Pristiurus,* la longueur de la queue est à peine plus grande qu'au stade précédent. Les « lobes caudaux » sont encore visibles sur la face dorsale, séparés par un large sillon, tandis qu'au contraire celui-ci est déjà fermé chez nos embryons de *Scylliorhinus.*

2° L'embryon de H.-E. Ziegler et F. Ziegler (1892, pl. IV, fig. 22) a 3 mm. de long. Il possède 20 segments primitifs, comme notre embryon III ; il montre aussi la première fente branchiale et l'indication de la seconde ; par ce caractère on peut juger qu'il se trouve, comme celui-ci, tout à fait à la fin du stade G. Les bourgeons latéraux de la queue sont soudés, sauf à la partie ventrale où l'intestin reste ouvert. La fissure neuroporique est perméable, à la partie ventrale du cerveau. Ces détails sont donnés dans le texte. La figure 22 est bien insuffisante ; ce n'est qu'une silhouette sans détail et sans intérêt ; la forme du pédicule est certainement inexacte ; il est trop haut et insuffisamment étalé. Il n'est pas fait mention des plaques auditives.

II. Observation du mouvement

N° 1, Embryon S III (fig. VII) (p. 266) ; N° 2, Embryon I² (fig. VIII) (p. 267) ; N° 3, Embryon I³ (fig. IX) (p. 268) ; N° 4, Embryon II¹ (p. 269) ; N° 5, Embryon A (p. 270) ; N° 6, Embryon *e* (fig. X) (p. 271) ; N° 7, Embryon *d* (p. 272) ; N° 8, Embryon *f* (p. 272) ; N° 9, Embryon V¹² (p. 273) ; N° 10, Embryon SBa¹. Le cycle des combinaisons motrices. Tableaux de marche des contractions (p. 273) ; N° 11. Embryon SBa² (p. 282) N° 12, Embryon SBa³ (p. 283).

N° 1. Embryon S III (fig. VII, 18 juin 1908) ; œuf intact, température 16°-18° C.

Au moment où on aperçoit le mouvement pour la première fois il est déjà bilatéral et rythmé ; il peut dater de deux heures environ. La tête se porte à droite et à gauche sur le mode suivant : contraction du côté gauche, retour élastique à la ligne médiane ; contraction droite, retour élastique, pause. Parfois les deux contractions se suivent, parfois la première contraction est inverse, gauche-droite ; il survient exceptionnellement avant la pause une troisième contraction ; la cause de ce trouble n'a pas été notée.

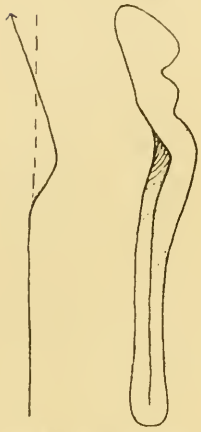


Fig. VII. Embryon vivant *S III* (N° 1, Physiologie du stade G). Aspect général et diagramme de la contraction gauche, 2 heures après l'apparition du mouvement, à 18° C.

La pause est plus longue quand les deux contractions se succèdent rapidement ; mais si le rythme s'égalise, c'est-à-dire si les contractions sont, dans le temps, également distantes l'une de l'autre, chacune des deux pauses, après chaque mouvement, dure moins longtemps que la pause unique. On compte souvent 10 à 20 balancements réguliers ayant une cadence inégale.

La valeur du déplacement est d'environ 15°. Le mouvement est dû à la contraction des myotomes du versant postérieur de la tête ; le fond de l'incurvation se produit juste au bas du versant (fig. VII). A une inspection dorsale, la tête portée de côté n'est pas raccordée au tronc par un angle net, mais par une courbe de petit rayon, placée au fond de l'ensellure dorsale ; sa convexité se porte au delà de la ligne médiane du côté opposé à la contraction (Voir le diagramme de la figure VII). Le raccord de cette courbe avec le reste du tronc, immobile et médian, se fait, au tiers moyen du corps, par une courbe inverse de compensation que l'attache serrée du pédicule rétrécit, tandis que la tête, libre, suit la direction de la partie antérieure de la courbe. Quand la tête se déplace d'un côté, à gauche par exemple, l'extrémité céphalique ne fait pas que

se porter latéralement, elle *incline, en même temps, à gauche, sa région dorsale,* de sorte qu'à la fin de la contraction toute la face latérale gauche est cachée, tandis que la droite devient plus apparente. Il semble que le prosencéphale frotte légèrement sur le vitellus. Le cœur est distinctement visible si l'on renverse complètement l'animal sur le côté, en tournant la coque ; il ne bat pas.

L'embryon fut fixé au formol à 10 p. 100, plus tard, au stade H, douze heures après la première observation du mouvement, c'est-à-dire quatorze heures environ après son début. Dessiné figures XVI, XVII, XVIII, il nous servira de type pour la description du stade H.

N° 2. EMBRYON 1^2 (fig. VIII, 11 juin 1917). Œuf intact, température 17°.

A 10 *heures.* L'embryon, remarquablement droit, est immobile ; à 11 *heures,* il bouge ; sa première contraction est *unilatérale gauche* et se renouvelle rythmiquement sur le mode suivant : 1er temps, contraction ; 2e temps, retour ; 3e et 4e temps, pause. Le fond de la courbure se trouve en arrière de la région péricardique, au niveau de la zone pédiculaire antérieure.

A 11 *h.* 5'. On aperçoit que le retour de gauche à la ligne médiane se fait en deux étapes séparées par un léger arrêt. Le bout de la tête touche le vitellus et c'est le contact avec celui-ci qui empêche le retour élastique en un temps ; la seconde étape est mise sur le compte de la contraction droite à son début.

A 11 *h.* 10', celle-ci s'accentue ; à 11 *h.* 15, dans le mouvement droit, la tête dépasse d'emblée et nettement la ligne médiane ; dès lors le balancement s'établit de façon bilatérale et s'exécute d'une manière assez régulière, avec une pause légère entre chaque mouvement.

FIG. VIII. Embryon vivant 1^2 (N° 2, Physiologie du stade G) vu à travers la coque au moment de l'apparition du mouvement.

A 11 *h.* 30'. On compte en tout 23 métamères (fig. VIII) ; les premiers sont assez visibles derrière l'oreille ; le fond de la courbure se place entre le 5e et le 6e métamère, intervalle qui correspond au bas de la région cervicale. Le 6e métamère est placé, derrière le bord antérieur de l'attache vitelline, en un endroit du tronc qui, vu de haut, se montre un peu rétréci, peut-être en raison des coudures latérales qu'il supporte (Voir fig. VIII). Certainement les cinq myotomes antérieurs se contractent. Les segments

6e et 7e se resserrent aussi, mais moins fortement. Les métamères les plus nets sont, dans l'ordre de leur visibilité, les 6e, 7e, 8e, puis les 5e, 4e, 3e, 2e ; le premier est deviné plutôt que vu.

A 11 *h.* 45'. Les mouvements deviennent plus variables, par phases ; ce sont tantôt deux mouvements opposés se succédant rapidement en deux temps, suivis d'un repos de quatre temps, c'est-à-dire double de la durée totale des contractions; ou bien, pour un intervalle compté six temps, un déplacement bilatéral et très régulier s'inscrit : contraction gauche, 1er temps ; retour, 2e t. ; pause, 3e t. ; contraction droite, 4e t. ; retour, 5e t. ; pause, 6e t. ; ou encore il s'établit des alternatives rapidement changeantes entre ces deux modes de mouvement.

N° 3. Embryon I3 (fig. IX, 11 juin 1917). Œuf intact, température 17°. *A* 9 *heures.* Il présente des *mouvements d'un seul côté, le gauche,* avec retour passif à la ligne médiane ; l'embryon est légèrement incliné sur le côté droit et peut-être y a-t-il, de ce côté, impossibilité mécanique de la contraction qui est incapable de vaincre à son début l'obstacle d'un léger appui vitellin. Le rythme de l'unique contraction gauche présente une très grande régularité ; la pause dure toujours deux fois autant que le mouvement, aller et retour compris, ce qui fait un total de six temps pour la révolution complète. La partie du corps située en arrière du bord antérieur de l'attache vitelline ne bouge pas.

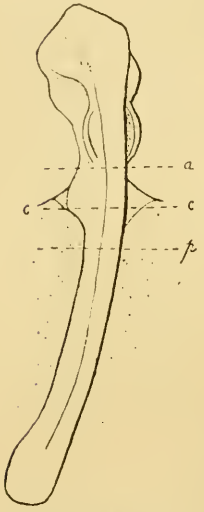


Fig. IX. Embryon vivant I3 (N° 3, Physiologie du stade G) vu à travers la coque ; c... c, lieu du fond de la courbe au maximum de flexion ; a, p, limites antérieure et postérieure de la contraction.

A 10 *h.* 30'. Les déplacements *sont devenus bilatéraux.* Ils se font, la plupart du temps, sur le mode irrégulier d'une rapide succession de deux déplacements opposés, suivie d'une pause plus longue ; mais celle-ci n'arrive jamais au double de la durée des deux contractions.

La figure IX montre la silhouette de l'embryon, qui s'est redressé presque complètement. La courbe de contraction est devenue pareille à celle du N° 1 (fig. VII) ; le fond se trouve au bas de la rampe cervicale, en arrière du bord antérieur du pédicule, au niveau de la ligne *c-c,* sur le dessin ; les deux traits antérieur et postérieur marquent les limites de la zone contractée.

Après une observation persistante à la lumière artificielle, l'eau de

mer s'échauffe à 21° ; les mouvements se précipitent et deviennent comme affolés. Quand la chaleur extérieure atteint 23°, les mouvements cessent ; l'œuf est alors reporté dans de l'eau fraîche à 15°; mais il y reste encore trois minutes avant de reprendre ses mouvements.

N° 4. Embryon II[1] (11 juin 1917). Œuf intact, température 16°.

Les premiers déplacements observés se localisent étroitement à la région myotomique, siège de la contraction ; la fixation de l'extrémité céphalique dans une encoche vitelline en est la cause. La tête, jusqu'à la région du facial, ne présente en effet aucun déplacement. Le tronc est, d'autre part, maintenu, par les parois abdominales, étroitement appliqué contre le vitellus. La contraction a lieu pour ainsi dire sur place. Le déplacement très réduit permet un examen plus approfondi du territoire fonctionnel. Les segments musculaires sont très reconnaissables ; ils ont une teinte blanchâtre et sont encadrés de lignes larges et foncées ; le premier après l'oreille est cependant peu distinct ; et c'est l'espace suffisant à loger un myotome, plutôt qu'un myotome observé réellement, qui est compté comme premier segment.

Les contractions sont bilatérales et s'effectuent sur un rythme variable comme chez l'embryon N° 2 (I[2]), une heure après leur apparition. La courbure très restreinte qu'elles déterminent comprend le fond de la courbe habituelle, sans le prolongement céphalique de sa partie antérieure. Le tracé de cette courbe ressemble à celui du déplacement observé plus loin et figuré chez l'embryon *e* (N° 6), fig. XI. Comme chez celui-ci, la tête, rigide en avant, commence à se dévier légèrement au niveau du neuromère sans racine dorsale, intermédiaire au trijumeau et au facial ; cet endroit, placé au-dessus de la première poche branchiale, est *un lieu de moindre résistance à la flexion.* Le sommet de la déviation se trouve au niveau de l'intervalle séparant les 4e et 5e myotomes et placé au bas de la rampe cervicale. La contraction des premiers métamères, 4e, 3e, 2e, est indubitable ; de plus, grâce à l'absence de déviation latérale de la tête, le *cheminement de la contraction devient déjà visible*; on voit onduler la région métotique dans le sens cranio-caudal et l'onde se poursuit jusqu'au 8e métamère. Les territoires myotomiques 5, 6, 7, forment la partie postérieure de la courbe.

Cette observation, jointe à celle du N° 6, semble démontrer que d'une façon précoce la contractilité s'étend jusqu'au 8e myotome. Il se pro-

duirait donc une mise en activité très rapide de tous les myotomes métotiques ; l'initiative viendrait cependant de la partie antérieure.

N° 5. Embryon A (21 juin 1914). Coque ouverte, température 17°5 C.

9 *heures.* Vu de dos, le tronc est bien rectiligne, mais l'extrémité céphalique est tournée en haut et vers la gauche, tandis que le reste de la tête, convexe à droite, s'incline vers le vitellus. Il présente, d'abord, une suite de contractions *unilatérales droites,* déterminant une déviation de la tête à 10° environ de la ligne médiane. On assiste à une quarantaine de mouvements, dont l'aller et le retour prennent environ une demi-seconde, et qui sont espacés les uns des autres par un intervalle de repos qui dure trois fois autant que la phase de déplacement. A la fin, la tête, toujours entraînée vers la droite, paraît, dans le relâchement, un peu tordue de ce côté et ne revient plus exactement au plan médian. Il est bien probable que la tête frôle le vitellus et que le retour passif seul en est gêné ; il se pourrait aussi cependant que ce fût le premier effet d'une courbure passive, déterminée par la persistance de la même contraction latérale. La déviation du déplacement, avec retour incomplet, s'accentue jusqu'à former un angle de 15 à 20°.

Après deux minutes seulement de ce régime, on voit survenir, par intermède d'abord, puis d'une façon de plus en plus régulière, la contraction gauche ; faible au début, elle ne parvient d'abord qu'à redresser la tête, elle la transporte ensuite à quelques degrés au delà de la ligne médiane. Au bout d'une heure, *à* 10 *heures,* le mouvement a acquis définitivement le caractère bilatéral.

Les deux contractions montrent encore, *à* 11 *heures,* un effet inégal ; le mouvement gauche, le plus tardif, est aussi le plus faible. A ce moment, chacune des contractions, aller et retour, dure une demi-seconde environ ; la pause varie de longueur suivant qu'elle succède à un ensemble de deux contractions subintrantes, ou à chacune d'elles survenue isolément ; dans ce dernier cas, elle dure environ le même temps que le mouvement, et dans le premier, un peu moins que le temps des deux mouvements latéraux consécutifs. Le rythme est de 8 temps qui durent deux secondes, comme au début.

Tandis que, chez les embryons N° 2 et N° 3, on pouvait incriminer jusqu'à un certain point la résistance du vitellus à l'un des mouvements pour expliquer son absence, la même raison ne peut valoir ici, puisque *le mouvement unilatéral est apparu justement du côté*

qui s'inclinait vers le vitellus et n'est venu que secondairement du côté libre.

Une autre remarque est faite pour la première fois chez cet embryon : il semble se produire, après une série de combinaisons bilatérales diverses, des « *pauses prolongées* » ; à leur suite le premier mouvement oscillatoire du mouvement bilatéral change de sens. Il s'agit, comme il a été reconnu plus tard (N° 10), non d'une pause, mais d'une immobilisation causée par la rencontre des mouvements opposés.

FIG. X. Embryon vivant *e* (N° 6, Physiologie du stade G). Région dorsale antérieure vue à travers l'enveloppe.

N° 6. EMBRYON *e* (fig. X-XI, 28 juillet 1917). Œuf intact, température 18° C.

Les premiers myotomes se contractent de chaque côté ; on les aperçoit tels qu'ils sont dessinés, c'est-à-dire d'une façon très nette. C'est sur le 4e *myotome* que se trouve le fond de la courbe ; celle-ci est spéciale et ressemble à celle de l'embryon II²; son aspect résulte de la même cause : *la fixation de la tête par le contact de son extrémité avec le plancher vitellin.* On a tracé le diagramme des courbes *latérales* du mouvement D et du mouvement G (fig. XI). La ligne médiane, L M, donne l'orientation axiale au repos ; sur elle, est inscrite la place des origines nerveuses ganglionnaires des Ve, VIIe, IXe nerfs et, par un pointillé, les limites des segments musculaires. Des flèches marquent le siège du maximum des courbes. On voit ainsi que le fond de celles-ci se trouve au niveau du 4e myotome; de là, la ligne antérieure rejoint l'axe normal de repos (figuré par un pointillé) vers le renflement de la Ve paire. La partie antérieure de la courbe est longue, rigide et

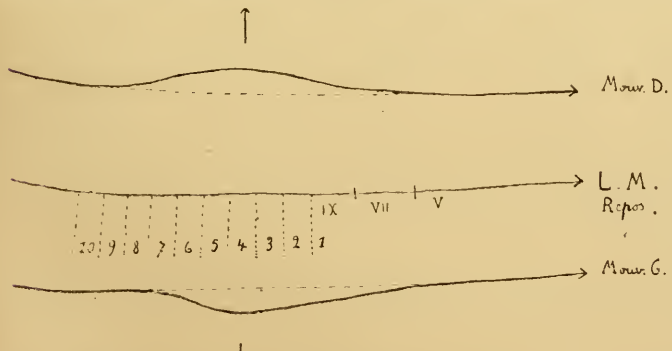


FIG. XI. Embryon vivant *e* (N° 6, Physiologie du stade G). Diagramme des mouvements D et G dans un cas où l'extrémité céphalique reste immobilisée par son contact avec le vitellus. Les lignes représentent la crête dorsale, au repos (L.M.) ou en contraction. On a figuré sur la ligne de repos les paires crâniennes ébauchées et les premiers myotomes ; les flèches montrent le fond des courbes de flexion.

presque rectiligne ; la région où elle se raccorde à la ligne axiale, entre les Ve et VIIe paires, constitue, comme nous l'avons déjà vu pour le N° 4, un territoire flexible qui correspond à la première fente branchiale et au neuromère sans racine dorsale. La partie postérieure de la courbe, de plus court rayon, rejoint l'axe vers le 7e ou le 8e myotome. La déviation n'est pas seulement latérale ; le creusement du côté contracté, marqué sur la figure, s'accompagne encore, comme toujours (voir fig. VII), d'une inclinaison de la crête dorsale vers le bas, dirigée du même côté que la flexion. Le rythme le plus habituel se fait sur quatre temps; l'allure ordinaire est celle d'une succession rapide et boiteuse des deux mouvements, qui occupent les deux premiers temps, suivis, au 3e temps, du retour passif de la dernière contraction et, au 4e temps, d'une pause.

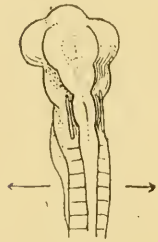


FIG. XII. Embryon vivant *d* (N° 1, Anatomie ; N° 7, Physiologie du stade G), déjà figuré (fig. I), 22 heures avant le mouvement, à 18°C. Région dorsale de la tête, vue à travers l'enveloppe ; les flèches indiquent le fond de la courbe de flexion au niveau du 4e myotome visible.

N° 7. EMBRYON *d* (fig. XII, 27 juillet 1917). Œuf intact, température 18° C.

Cet embryon nous a servi à définir le début anatomique du stade G (fig. I), vingt-deux heures auparavant. Il est très droit et ressemble beaucoup au précédent, à la fois pour les caractères morphologiques et pour les mouvements. En effet, la tête gênée dans son transport latéral par le vitellus, s'incline seulement à droite et à gauche. Cependant, *malgré l'obstacle vitellin, c'est le balancement régulier qui domine* ; il se fait sur le mode : 1er temps, mouvement gauche ; 2e t., retour ; 3e t., mouvement droit ; 4e t., retour. Il fait place de temps en temps au mode irrégulier de la succession boiteuse, qui est plutôt l'apanage de l'embryon *e*. L'angle de coudure est au niveau du 4e métamère post-auriculaire ; mais les premiers métamères se contractent.

N° 8. EMBRYON *f* (fig. XIII, 27 juillet 1917). Œuf intact, température 18° C.

L'animal, couché sur le côté droit, se présente en bonne position pour l'examen direct, à fort grossissement, des segments fonctionnels du côté gauche. Sans aucun doute, les premiers muscles figurés derrière le placode auditif, se resserrent. La contraction la plus forte s'aperçoit sur le

myotome métotique n° 4, placé derrière le bord antérieur de l'attache vitelline, devant le bas de la rampe cervicale située plus loin entre le 5e et le 6e segment; le 7e myotome est immobile. Malgré la position renversée, les contractions sont bilatérales. La contraction droite porte la tête dans le vitellus.

Je n'ai pas assisté au passage même de l'immobilité au mouvement, mais l'aspect général de l'embryon figuré, le nombre restreint de ses métamères, qui est de 22, l'élargissement caudal du tube médullaire, montrent qu'il est à la fin du stade G et au seuil au mouvement.

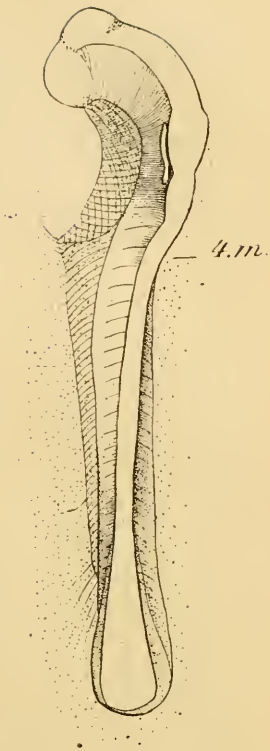


Fig. XIII. Embryon vivant *f* (N° 8, Physiologie du stade G) légèrement renversé du côté D, vu à travers la coque. Les sept premiers myotomes se contractent et le fond de la courbe est au niveau du 4e.

N° 9. Embryon V^{t2} (1er août 1917). Œuf intact, température 18° C.

9 *heures.* Balancement bilatéral céphalique très faible (10° environ), sur un mode très régulier ; on compte : 1er temps, mouvement D ; 2e t., retour ; 3e t., pause; 4e t., mouvement G; 5e t., retour; 6e t., pause. Parfois les 4e, 5e, 6e temps sont des temps de repos, parce qu'il ne se produit qu'un seul mouvement latéral ; cette unilatéralité du mouvement est tout à fait exceptionnelle ; peut-être l'embryon a-t-il subi, précédemment et incidemment, une température trop élevée ? En tout cas, la durée de la révolution unilatérale reste la même, que la contraction inverse existe ou non ; elle est d'environ une seconde et demie.

N° 10. Embryon SBa^1 (6 décembre 1917). Œuf intact, temp. 12°.

Il est remarquablement rectiligne et bien placé au pôle dorsal du gâteau vitellin ; la veille sans mouvement, il présente aujourd'hui à 9 heures, des mouvements si faibles qu'on peut les considérer comme représentant le tout premier début des contractions.

9 *heures.* Déviation unilatérale droite, à peine sensible de 2° à 3° seulement, régulièrement périodique, sur le rythme : 1, mouvement ; 2, retour ; 3 à 8, pause. La partie antérieure au pédicule vasculaire se

déplace seule et le dos de la tête s'incline en même temps vers le bas à chaque contraction.

9 *h.* 15. On commence à apercevoir de temps en temps, pendant la pause du mouvement droit, un très léger remuement vers la gauche.

10 *heures.* Les mouvements bilatéraux sont établis. On inscrit séparément les mouvements de chaque côté :

1° *à droite* : 1er temps, abduction; 2e temps, retour; 3e, 4e, 5e, 6e, 7e, 8e temps, pause ; 1er temps, abduction, etc.

Quoiqu'il arrive à gauche, toujours le mouvement droit reprend sur ce rythme.

2° *à gauche* : le rythme est à peu près le même ; cependant on constate nettement, au métronome, que *la déviation se renouvelle un peu plus tôt qu'à droite.* La différence entre les durées des deux révolutions est minime ; elle n'est que d'une fraction de temps ; mais elle suffit à expliquer la succession des diverses combinaisons motrices, qui semblait jusqu'ici fantaisiste et compliquée. Cette succession peut être ramenée, si la différence chronologique entre les rythmes est constante, à un cycle d'attitudes définies, dont chacune se reproduit à son tour, à échéance fixe. On peut prédire d'avance les phénomènes, comme on prévoit les attitudes, de même sens ou d'éloignement, des balanciers de deux pendules dont le tic-tac n'est pas tout à fait synchrone.

Le cycle des combinaisons motrices. Explications et définitions des abréviations et des termes employés. — Nous désignerons les contractions droite et gauche par les lettres D et G. Les mouvements opposés D et G s'exécutent à des intervalles différents l'un de l'autre ; cette distance, variable, provoque des combinaisons multiples de mouvements qui peuvent être ramenées à quatre principales ; ce sont : 1° et 2°, les mouvements boiteux D G et G D; 3°, le balancement égal; 4°, la conjonction.

1re et 2e *attitudes.* Nous voyons par exemple le mouvement G commencer, suivi aussitôt de D, puis d'une pause ; il s'agit d'un *clopinement, d'une boiterie, d'une claudication.* Ces termes seront employés indistinctement pour désigner la succession rapide de deux contractions, quelle que soit celle qui débute. La formule qui la signalera sera composée des lettres G et D ou D et G, rapprochées en couples, sans intermédiaire entre elles : *GD, DG.*

3e *attitude.* A la forme claudicante du double mouvement peut

faire suite un redressement de la boiterie, quand la seconde contraction s'éloigne de la première d'une façon progressive ; mais elle se rapproche en même temps de plus en plus de la contraction opposée suivante; par exemple, si nous avons remarqué un G D, D en s'éloignant de G, vient plus près du prochain renouvellement de celui-ci. Il en résulte qu'à un moment donné, D se trouve à égalité d'intervalle entre les deux G, celui qui précède et celui qui suit. Nous sommes en période d'égalisation et nous traduisons ce *balancement égal* par la formule *G et D*, ou *D et G*, suivant qu'il succède à une boiterie G D ou D G.

L'égalisation renouvelée ne se fait pas qu'entre deux termes, mais entre tous les termes qui se succèdent dans la même série, de sorte que la formule doit être comprise comme signifiant D et G *et* D *et* G, etc. Cependant, si l'une des contractions retarde régulièrement, bien que de très peu sur l'autre, si par exemple D retarde sur G, comme chez notre embryon S Ba^1, l'égalisation se transforme progressivement en une boiterie dont le sens est inverse de celui de la boiterie précédente et qui s'inscrit D G au lieu de G D. Le mouvement D prend alors les devants malgré son retard continu, ou plutôt en raison même de ce retard ; il s'éloigne en effet du mouvement G avec lequel il était primitivement associé, et il trouve, en retardant, une répétition de G au-devant de laquelle il s'installe à une distance d'elle de plus en plus rapprochée. Cependant, en retardant toujours, il laisse encore passer devant lui la contraction G plus rapide, et ce passage provoque la 4e attitude.

4e *attitude.* Au milieu de l'étape qui mène D de D G à G D, existe une phase intermédiaire constituée par la *rencontre des deux contractions* ou leur *conjonction.* C'est bien l'un des phénomènes les plus curieux et les plus féconds en enseignement de l'automatisme locomoteur des Sélaciens. Nous le représenterons par la formule G-D ou D-G, dans laquelle chacune des lettres est liée à l'autre par un trait d'union. La conjonction s'établit progressivement ; elle est d'abord partielle puis complète ; elle cesse par le déliement progressif des contractions opposées. Les moments des deux fonctionnements se rapprochent, se confondent et s'éloignent. Si l'on inscrit schématiquement sur une seule ligne chacune des contractions, par un trait dont la longueur est appropriée à sa durée, on voit les traits des contractions D et G, d'abord séparés, se joindre, se mêler; leur partie commune grandit, arrive à un maximum et diminue ensuite jusqu'à la séparation définitive. La comparaison des positions relatives de ces traits avec les positions respectives de deux astres qui passent en con-

jonction vient naturellement à l'esprit. Mais *dans l'automatisme*, il n'y a pas seulement passage en conjonction ; il existe une *véritable opposition des forces musculaires en présence.*

Quand l'allure régulière des révolutions laisse persister, avec constance, une même différence d'intervalle entre le renouvellement des contractions, il devient possible d'établir un sens déterminé à la succession des attitudes ; nous pouvons alors ajouter aux formules d'abréviation adoptées précédemment, D, G, un indice, un chiffre, 1, 2, 3, 4,... qui signale le nombre des répétitions pour chaque combinaison. Naturellement, une combinaison n'a pas la même allure à chacun de ses renouvellements. Pendant la période de transition avec les combinaisons voisines, elle participe de l'attitude de celles-ci et c'est au milieu de sa durée qu'elle est le plus pure ; les chiffres, qui indiquent le temps de son évolution, deviennent ainsi un élément de précision surajoutée.

Dans l'exposé des quatre combinaisons principales des mouvements D et G, nous avons admis la circonstance, la plus simple, d'une différence légère et continue dans la durée des deux révolutions latérales. L'observation de S Ba^1, une heure et demie après que nous avons perçu le premier mouvement, nous donne un exemple concret d'une succession de mouvements réglés par cette circonstance :

10 *heures* 1/2. La suite des formules suivantes fut inscrite pendant une observation ; à ce moment, la déviation céphalique latérale avait légèrement augmenté de chaque côté et l'angle que faisait la tête avec la ligne médiane était passé de 3 à 5 degrés.

DG^3	DG^4	DG^3
$\underline{D\text{-}G^2}$	$\underline{D\text{-}G^4}$	$\underline{D\text{-}G^2}$
GD^3	GD^4	
G et D^5	G et D^5	

Nous notons dans cette série (lire les colonnes de gauche à droite) :

1° que la succession n'est pas fantaisiste comme il pouvait sembler au premier abord. Elle n'est pas livrée au hasard d'une impulsion intérieure impossible à déterminer, mais elle suit un ordre défini ;

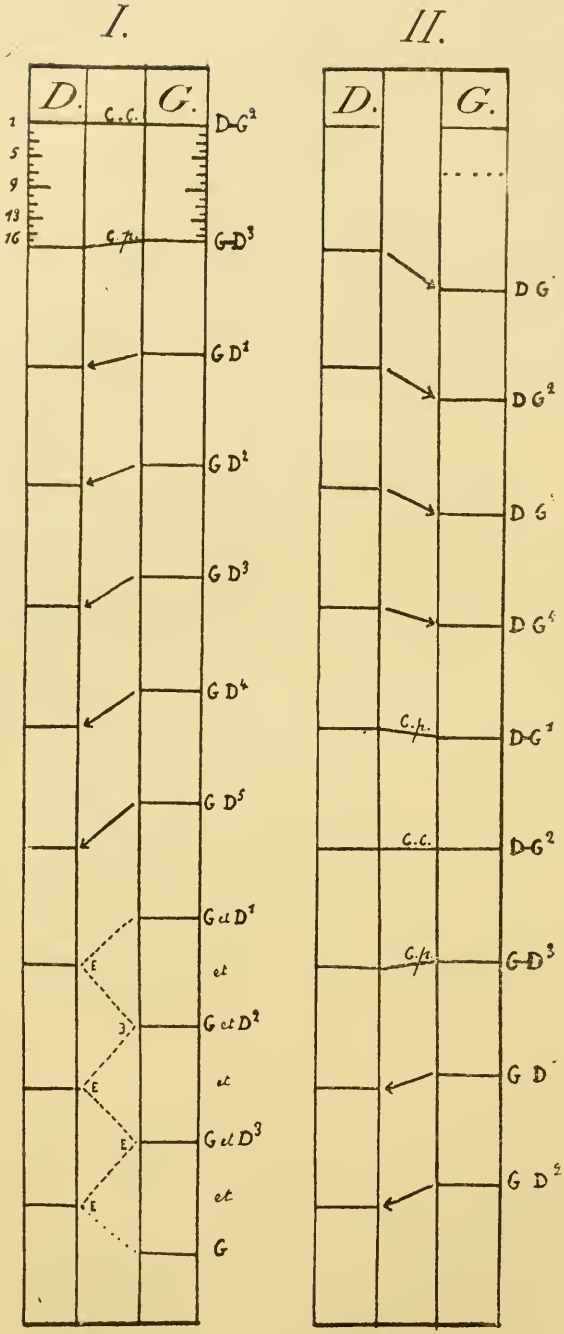
2° qu'elle se présente telle qu'on pouvait la prévoir, après avoir constaté que D retardait légèrement sur G ; elle est la même que dans l'exposé théorique où nous avons supposé la même variation ; ainsi, à une con-

jonction D-G fait toujours suite une boiterie G D, suivie elle-même d'une phase d'égalisation, après laquelle s'installe la boiterie inverse DG.

Ces combinaisons n'ont pas toutes le même nombre et l'on pourrait croire qu'elles n'ont pas la même durée. Celle qui semble persister le plus longtemps est le balancement égal ; la plus courte est la conjonction ; mais ces différences ne tiennent pas à un stationnement plus long ou à un passage plus rapide des attitudes en cause, elles reflètent seulement l'impression que l'observateur reçoit des événements. Dans l'enregistrement extemporané par l'écriture, il n'y a pas qu'une inscription à prendre, il a aussi la description du phénomène à donner et, dans l'obligation d'inscrire les observations à temps, la décision peut n'être pas toujours exacte. Cependant l'imprécision du nombre des attitudes n'enlève rien à l'ordre de leur succession et celui-ci est le fait important. D'autre part, les différences de numération s'expliquent par la difficulté de trouver, dans la limitation de chaque étape, des points de repère d'égale valeur ; ainsi il est facile de mesurer nettement l'instant de la conjonction parfaite par l'immobilisation qui en est la conséquence ; mais, quand une conjonction partielle se produit, on est entraîné par la moindre flexion latérale à gauche ou à droite, à l'inscrire comme mouvement boiteux. Bien plus, à l'opposé de la conjonction, l'appréciation exacte de l'intervalle égal entre les contractions est parfois difficile ; on a tendance à accepter entre deux boiteries comme balancement égal, des égalisations approchées et c'est probablement pour cette raison que le nombre inscrit des égalisations dépasse souvent celui des autres attitudes. Les chiffres indiqués n'ont donc qu'une valeur approximative ; ils notent seulement l'évolution générale du mouvement, et permettent de contrôler la durée relative, parfois variable, des révolutions opposées.

Tableaux de marche des contractions du N° 10. — Deux tableaux ont été dressés pour fixer les idées sur la façon dont s'établissent les combinaisons motrices. Le cas particulier de SB*a'* nous a servi de type dans leur construction.

I. *Représentation linéaire des deux rythmes.* — Dans un premier tableau (fig. XIV) nous avons figuré deux colonnes parallèles D et G, sectionnées, à cause de leur longueur, en 2 parties I et II ; elles contiennent chacune, de haut en bas, sous forme de traits placés à des distances repérées, l'inscription des moments où se produisent les contractions de même



sens ; les contractions voyagent le long des colonnes avec la vitesse particulière de leur renouvellement. Nous les suivrons pas à pas.

La contraction D se renouvelle tous les huit temps ; la contraction G, dont la reproduction est un peu plus rapide, revient tous les sept temps et demi, c'est-à-dire un demi temps avant la D. Nous avons, en conséquence, divisé l'intervalle entre deux contractions D en 16 parties qui représentent des demi-temps, et posé les traits de la contraction G, dans sa colonne particulière, à une distance de 15 divisions seulement. Le départ des deux contractions se fait sur la même ligne, en haut de la double colonne I ; en effet, nous avons choisi, pour le début de l'observation, le moment où les mouvements se rencontrent en conjonction complète (cc). Au renouvellement suivant, la dénivellation des deux traits indique la répétition plus rapide de G et, théoriquement, nous aurions dû marquer tout de suite une clau-

FIG. XIV. Embryon S Ba' (N° 10, Physiologie du stade G). Représentation linéaire de la durée inégale des deux révolutions D et G sur une même colonne (II est la suite de I) pour démontrer la loi des combinaisons motrices. La révolution G est de 1/16 plus rapide que la D ; G-D, D-G, conjonction soit complète (c. c.) soit partielle (c. p.) ; GD, DG, claudication ; G et D, D et G, balancement égal (E).

dication G D ; mais comme nous l'avons déjà remarqué, les mouvements ne sont pas instantanés, les déplacements offrent une certaine durée, et, dans la réalité, si G commence très peu avant D, il n'est pas encore terminé quand ce dernier survient ; nous sommes donc en présence d'une conjonction partielle et non devant une boiterie ; c'est ce que nous avons voulu indiquer par la réunion des deux traits G et D, ainsi que par les lettres *cp.* A droite de la colonne nous avons marqué les formules d'impression visuelle adoptées précédemment pour l'enregistrement extemporané. Le premier D-G du haut (conjonction complète : cc) porte le n° 2 parce qu'il a été précédé, comme le montre la suite des combinaisons (voir colonne II), d'un D-G^1 de conjonction partielle : cp. La conjonction partielle qui suit et qui a le n° 3 change de premier terme puisque G précède maintenant D de 1/16 de révolution. Nous voyons ensuite, apprécié par des flèches de plus en plus obliques vers le bas, l'éloignement progressif des deux contractions, dont les combinaisons sont renouvelées cinq fois en boiterie G D. Peu à peu, l'égalisation des distances se produit entre les mouvements ; elle n'est parfaite qu'à G et D^2, mais nous avons, en raison de la durée particulière de chaque mouvement, comme pour la conjonction, marqué, en deçà et au delà du balancement absolument égal, une égalisation approchée. Par sa définition même, l'égalisation, tant qu'elle dure, existe non seulement entre G et D, mais encore entre ce dernier et le G suivant, c'est-à-dire entre tous les termes de la série. Sur le vif, et par le fait qu'on sort d'une boiterie, on a tendance à ne considérer dans le balancement égal que les contractions déjà associées ; cette façon de désigner le mouvement est fautive, mais elle a l'avantage de faire mieux ressortir le changement du premier terme lors du prochain mouvement boiteux. Les contractions G et D, effectuées à égale distance, ont été réunies sur le tableau, entre leurs colonnes spéciales, par une ligne de traits espacés. *Nous constatons que le dernier* G *reste isolé* ; en effet, lorsque l'association d'égalisation G et D se termine, le recul permanent de D le rapproche assez près de la contraction G suivante pour qu'il se lie avec elle en un mouvement claudicant D G inverse de celui qui précédait l'égalisation et, dans ce changement d'allure, la contraction G de la combinaison précédente est abandonnée. Pendant l'examen sur le vivant, l'attention est particulièrement attirée par la nouvelle combinaison où D devient le premier terme, et les événements se passent trop vite pour qu'on prenne le soin de considérer que, dans la succession des

doubles mouvements, la reprise de D en première ligne laisse une contraction G sans accompagnement ; mais l'inscription des phénomènes sur le tableau montre manifestement que la contraction G, dont le renouvellement s'était jusqu'à présent combiné avec celui

Les 16 étapes des combinaisons motrices	Les 15 Temps des révolutions G														
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
1	DG^2														
2	G ═	D^3													
3	G →		D^1												
4	G →			D^1											
5	G →				D^3										
6	G →					D^4									
7	G	—	—	—	—	—	D^1	—	—	—	—	—	—	—	—
8	G	—	—	—	—	—	—	D^2	—	—	—	—	—	—	—
9	G	—	—	—	—	—	—	—	D^3	—	—	—	—	—	—
10	G	—	—	—	—	—	—	—	—	D^4	—	—	—	—	—
11	G										D →				
12	→G^1											D →			
13	→G^2												D →		
14	→G^3													D →	
15	→G^4														D ═
16	═G^1														

FIG. XV. Embryon S Ba^1 (N° 10, Physiologie du stade G). Tableau des intervalles qui séparent les renouvellements des contractions D et G. Celle-ci, supposée immobile, a une révolution de 1/16 plus rapide que celle de D. Les lettres réunies par deux traits signifient la phase de conjonction ; les flèches désignent le sens des claudications ; les traits espacés unissent les contractions effectuées à intervalles égaux ou presque égaux. La contraction G de la case 11 n'est plus associée avec la contraction D ; celle-ci, par suite de son retard, se rapproche de la contraction G suivante et forme avec elle une nouvelle combinaison.

de D, reste isolée, tandis que le mouvement D s'accorde avec le G suivant.

La ligne et la lettre G pointillées, en haut de la colonne II, sont un report du dernier événement de la colonne I. Nous passons à la boiterie D G ; elle se renouvelle quatre fois seulement alors que la boiterie G D s'était produite cinq fois ; cette absence de symétrie tient à la précession

de la contraction G. Nous aboutissons plus loin à la rencontre des deux mouvements, dont nous sommes partis.

II. *Représentation des différences entre les rythmes.* — Le second tableau (fig. XV) présente sous un aspect différent, plus condensé et peut-être plus suggestif, la route suivie par les deux contractions. La G, dont la révolution est plus rapide et qui comprend 15 temps (en réalité 7 temps 1/2 ou 15 demi-temps, dans l'observation faite sur SBa^1), est supposée immobile tandis que la contraction D, dont la révolution est plus longue d'un demi-temps, voyage autour d'elle.

Les 15 temps de G sont alignés horizontalement de gauche à droite dans les 15 compartiments que contient la ligne des abscisses. La contraction D recule d'une case vers la droite à chacun de ces renouvellements, puisque sa révolution dure les 15 temps de celle de G, plus 1. Le cycle des combinaisons motrices que D fait avec G comprend par conséquent 16 étapes, pendant la durée desquelles *le mouvement* G *se reproduit une fois de plus que le mouvement* D; celui-ci s'associe sur le tableau pendant le cycle entier des combinaisons, avec deux renouvellements différents du mouvement G, mais en supposant que le cycle commence à la 11e case, on suit toutes les associations d'un même mouvement G avec le D. Sur ce tableau, comme sur le précédent, les distances tiennent lieu des intervalles de temps et ce sont les distances les plus rapprochées entre les contractions D G, qui commandent les accords entre les mouvements latéraux.

La lecture des signes de la figure XV n'offre aucune difficulté : les conjonctions correspondent aux lettres D=G réunies par deux traits appuyés ; les boiteries sont signalées par des flèches dont la pointe est tournée vers le deuxième terme du mouvement ; les balancements égaux sont reliés par des lignes de traits espacés. Nous observons la même suite de combinaisons que sur le tableau I : D-G, G D, G et D, D G.

Deux événements se manifestent ici avec une grande clarté ; ce sont :

1° L'abandon par D du premier mouvement G à sa 11e répétition ;

2° la combinaison de plus en plus serrée de D avec le G suivant ; qui a pour résultat sa conjonction avec lui, au bas du tableau.

12 *heures.* Les mouvements sont un peu plus amples (angle de 5 à 6°). La courbure latérale s'affirme au niveau de la partie antérieure du pédicule vitellin ; elle est semblable à celle du n° I (fig. VII), mais moins prononcée. A un grossissement de 20 fois, on aperçoit, lors de la conjonction, un *mouvement de cabrement,* c'est-à-dire un relèvement de

la tête avec approfondissement de la cambrure dorsale ; il se précise de plus en plus.

16 *heures*. Le bord dorsal de la tache acoustique, en prenant une forme concave en dehors, signale que le stade H est atteint.

N° 11. Embryon SBa^2 (10 janvier 1918). Œuf intact. température 14°-15° C.

10 janvier, 15 *heures* (15°). On assiste au début des mouvements. La contraction est *bilatérale* dès sa naissance ; elle est beaucoup moins une déviation latérale de la tête qu'une *inclinaison de la région dorsale vers le bas*, à G ou à D ; on peut dire qu'il s'agit d'une rotation, à G ou à D, de la partie dorsale de l'avant-tronc ou mieux de la région cervicale relevée de 30° environ sur l'axe du tronc ; celui-ci se dévie à peine de quelques degrés dans le sens latéral, à D ou à G, en prenant comme charnière le niveau transversal du bord pédiculaire antérieur.

Le déplacement est très faible et ne peut même être décelé avec certitude qu'avec le concours de l'oculaire I et de l'objectif a^2 (Zeiss), c'est-à-dire à un grossissement de 20 fois ; la valeur de la déviation latérale, presque linéaire, est de l'épaisseur du rebord dorsal du placode auriculaire ; elle vaut à peine la moitié de saillie oculaire.

Le rythme est de 10 temps ; il dure 4 secondes. Le renouvellement de la contraction G s'établit un peu plus vite que celui de la contraction D, comme dans l'embryon SBa^1, de sorte qu'on observe la même suite de figurations ordonnées que chez celui-ci : GD, G et D, DG, D-G. Seulement la différence de vitesse entre les rythmes est moindre ; il en résulte que chacune des combinaisons se répète 15 fois environ, et que, *pendant la conjonction*, malgré l'examen à fort grossissement, *il est impossible, en l'espace de six révolutions, c'est-à-dire de six fois* 10 *temps, d'apercevoir le moindre déplacement latéral ; la neutralisation est complète.* C'est dans des circonstances semblables qu'au début de mes observations j'avais été tenté de croire à une immobilisation prolongée, c'est-à-dire à *un arrêt du mouvement rythmique* (n° 5).

11 janvier, 8 *heures* (14°). Le déplacement est devenu *une déviation latérale autant qu'une torsion longitudinale*, mais il n'a pas beaucoup augmenté d'ampleur ; la tête se déplace, de chaque côté, de 1/4 de sa largeur au niveau du 5e nerf, ou, pour prendre un autre point de repère, de l'étendue transversale de la saillie oculaire. Le rythme est de 12 temps.

N° 12. Embryon SBa^3 (10 janvier 1918). Œuf intact, température 14°.

15 *heures*. On assiste au début des mouvements. La contraction est bilatérale d'emblée et très régulièrement rythmée sur 12 temps et 5 secondes environ, un peu plus lente par conséquent dans sa reproduction que chez SBa^2, probablement en raison de la température plus basse de 1° que pour ce dernier. Le mouvement, par son aspect et son peu d'ampleur, ressemble à celui de cet embryon ; mais la différence entre les durées des révolutions G et D est plus faible ; on compte les séries suivantes :

DG, 30 fois.

D et G, 40 fois.

GD, 30 fois.

G-D, conjonction 8 fois complète, 10 fois partielle en G-D et 10 fois en D-G.

Dans un intervalle de 40 secondes (8×5), on n'a pu saisir aucun mouvement latéral en raison du synchronisme des contractions opposées. Ce phénomène de neutralisation complète est précédé et suivi des rencontres partielles qui démontrent la précession progressive d'une contraction sur l'autre.

Contrairement à ce qui se passe chez S Ba^1 et S Ba^2, *c'est la contraction* D *qui ici se renouvelle le plus rapidement* ; la sériation est la même, mais se produit en sens inverse ; les termes qui représentent les mouvements latéraux dans les formules des combinaisons sont intervertis.

15 *h*. 30. La température est montée à 15°. L'élévation lente d'un degré a pour résultat de diminuer la durée de la pause pour les deux bandes musculaires ; le rythme s'inscrit maintement en 10 temps et 4 secondes, sans que change l'aspect général des mouvements. De plus, *la vitesse relative des révolutions G et D n'est pas modifiée*, de sorte que le changement de milieu dans un sens favorable à l'activité musculaire, accompli lentement, excite au même degré chacun des muscles et laisse persister entre eux la minime différence qui existait auparavant entre les temps de leurs révolutions ; la répétition de chaque combinaison se chiffre toujours par une trentaine d'oscillations bilatérales.

Cette dernière constatation a une grande importance. Elle indique que, dès l'avènement de la contractilité, il y a deux manières pour le muscle de se comporter ; il réagit : 1° sous l'influence des conditions générales qui actionnent l'ensemble de l'organisme ; 2° sous l'influence de conditions particulières qui tiennent à sa structure, au degré de développement

auquel il est parvenu, à la plus ou moins grande facilité de ses échanges, etc. Quand les premières l'entraînent à plus d'activité, il conserve encore, grâce aux secondes, les caractères propres de son fonctionnement. Nous verrons plus tard que de brusques changements peuvent retentir sur les fonctionnements particuliers de chaque bande musculaire, et déterminer soit des inversions dans la longueur relative des révolutions, soit même des troubles rythmiques allant jusqu'à un véritable affolement. Nous avons déjà noté celui-ci chez le N° 3 (I^3) à la suite d'une élévation rapide de 16° à 23°; mais dans les cas où, comme chez SBa^3, les modifications du milieu sont légères et progressives on peut admettre que la différence relative entre les deux rythmes, dont dépendent à la fois le sens et la rapidité des chevauchements, est indépendante de l'activité générale, qui règle la vitesse des renouvellements.

11 janvier, 8 *heures* (14°). Les caractères du déplacement sont semblables à ceux du N° 11, effectués à la même heure et dans les mêmes conditions.

§ II. VUE D'ENSEMBLE.

I. — Anatomie

1° *Au début du stade*, on note l'apparition précoce (fig. I) des placodes acoustiques. Vus d'en haut, sur la face dorsale, ils ont l'aspect de deux croissants brillants, qui encadrent dans leur concavité le neuromère du facial, le premier constitué. Les dernières traces de fermeture de la gouttière médullaire s'aperçoivent encore dans la région du facial et au-dessus du canal neurentérique.

2° *A la fin du stade*, quand le mouvement commence, les trois vésicules cérébrales ne sont pas encore délimitées ; l'archencéphale commence cependant à se diviser en prosencéphale et en mésencéphale (fig. III, IV, V, VIII, X, XII, XIII) mais le pli rhombo-mésencéphalique n'est pas formé. Le neuromère du trijumeau n'est pas distinct de la vésicule moyenne et l'on n'aperçoit, en avant du renflement de la VIIe paire, que le neuromère sans racine dorsale, intermédiaire au trijumeau et au facial, qui surplombe la première fente branchiale. Nous constatons aussi que cette région inter-facio-trigéminale est la plus souple et la moins résistante de la tête ; car, chez les embryons mobiles où l'extrémité céphalique se trouve fixée dans une encoche vitelline, elle forme le début de la courbe de contraction (fig. XI). L'évolution des neuromères du rhombencéphale

peut donc s'inscrire ainsi : le neuromère facial est le premier formé ; encadré latéralement par les placodes acoustiques, il est prolongé en arrière, vers la moelle, par une région tronconique, tandis que se forme au-devant de lui le neuromère intermédiaire (fig. I, II, X, XII, III et IV). La région postérieure, celle des IXe et X^e paires, reste encore, à la fin du stade, sans dilatation ampullaire propre.

Le neuropore est ouvert à l'extrémité du prosencéphale (fig. IV). Au bout opposé, le renflement médullaire est encadré dans le contour de la queue (fig. III, XIII) et ne fait plus saillie en arrière d'elle (fig. I). A l'apparition du mouvement, les bords dorsaux des placodes auditifs, précédemment concaves en dedans (fig. I, II, III), deviennent rectilignes (fig. X, XIII), et même parfois leur partie postérieure esquisse une concavité externe dans le sillon qui sépare les VIIe et IXe paires crâniennes (fig. VIII, XIII).

Ces caractères de la face dorsale peuvent être observés à travers l'enveloppe sur les embryons vivants placés au sommet de la boule vitelline ; ils sont contemporains du phénomène principal du stade, vu sur la face latérale, et qui est l'apparition de la première poche branchiale (fig. V). A l'inspection latérale, l'embryon montre plusieurs faits importants pour le déterminisme du mouvement actuel.

a) La rampe occipitale descend jusqu'à moitié du corps.

b) Le profil ventral de la tête est horizontal.

c) Le prosencéphale est la partie la plus saillante en avant.

d) L'embryon est sessile sur le vitellus.

L'examen de la face ventrale, sur l'embryon fixé n° 3 (fig. VI), montre qu'il existe un orifice ventral de la cavité endodermique, placé derrière le pédicule, qui n'est pas l'anus (beaucoup plus tardif), mais *le reste du blastopore*. Sa lèvre antérieure est constituée par la région postérieure de l'endoderme vitellin lequel ferme en bas la fente médio-ventrale de l'abdomen ; l'orifice n'est, si l'on veut, que la région la plus reculée de cette fente, libre derrière le plancher endodermo-vitellin. Les parois latérales de l'abdomen s'étalent en dehors sur la boule vitelline, mais le bord postérieur du pédicule n'est pas encore constitué.

II. — Physiologie

L'attache serrée de la région moyenne de l'embryon au vitellus et la détente élastique du corps sont les causes déterminantes du

retour passif de l'embryon à sa position de départ, après chaque mouvement. Sans ce retour, l'amplitude constamment égale du déplacement eut été difficile à déceler à la seule observation : mais, grâce à lui, celle-ci donne des résultats toujours précis. Le pédicule, dont nous verrons évoluer la conformation, garde, jusqu'à la fin de la période musculaire aneurale, une rigidité qui oblige le corps à récupérer la ligne axiale pendant les pauses.

Nous distinguons les caractères généraux de la contraction, qui expriment les propriétés du muscle considéré en lui-même, des manifestations passagères qui tiennent au jeu de la croissance et aux conditions mécaniques actuelles du mouvement.

A. Phénomènes généraux de l'activité musculaire.

Les propriétés caractéristiques des muscles sont *apparentes dès le début des contractions et se manifestent, sans exception, chez tous les embryons.* La fonction prend, dans la suite, un développement plus grand chez les animaux plus âgés, mais les qualités restent les mêmes.

Nous passerons en revue : 1° le rythme; 2° la valeur égale des flexions libres du même côté ; 3° la propagation de l'onde ; 4° l'indépendance du mouvement de chaque bande myotomique ; 5° les manifestations de l'irritabilité.

1° *Le rythme.*

I. Définition (p. 286). — II. Influence de la température (p. 287). — III. Influence de la croissance (p. 288). — IV. Les modes individuels de contraction ; influence des antécédents (p. 288). — V. L'inégalité des deux rythmes latéraux et la loi des combinaisons motrices (p. 289). — VI. L'arrêt fictif de la conjonction (p. 290). — VII. La conservation de la différence entre les rythmes particuliers au cours des modifications générales d'activité (p. 290). — VIII. L'indépendance du rythme vis-à-vis des obstacles mécaniques qui s'opposent au déplacement (p. 291). — IX. La vitesse égale de reproduction des mouvements dans un milieu constant (p. 291).

I. *Définition.* — C'est la propriété que possède la substance musculaire de se contracter *à intervalles égaux, dans des conditions constantes de milieu.* L'ensemble de la période musculaire, ou révolution, comprend :

a) la contraction ; elle provoque, au stade G, une déviation latérale et une inclinaison dorsale de la région céphalique ;

b) la détente ; elle présente deux phases, le retour élastique de la tête à sa position de départ et la pause sur la ligne médiane.

La durée de la révolution peut différer dans un même milieu pour chaque embryon ; elle n'est pas tout à fait semblable non plus pour les deux bandes myotomiques d'un même embryon. Elle change surtout avec les conditions extérieures. Le rythme, considéré chez un embryon déter-

miné, pour chacune des chaînes myotomiques, est caractérisé par sa régularité et sa permanence dans un milieu constant, quand la température se maintient entre 8° et 20°. Le facteur température a une grande influence.

II. *Influence de la température.* — La durée des révolutions musculaires dépend de la température ambiante, ainsi le N° 12, à 14°, bat à 12 temps, à 5 secondes d'intervalle, tandis qu'à 15°, il bat à 10 temps seulement et toutes les 4 secondes. D'une façon générale, *la chaleur raccourcit* le temps de la révolution tandis que le froid l'allonge. Les révolutions de mouvement, observées en été, à une température haute de 16° à 18°, durent habituellement 1 seconde 1/2 (N° 9) ou 2 secondes (N° 5) ; à une température de 15°, elles sont de 4 secondes (N°s 11, 12), et à une température de 14°, elles s'allongent à 5 secondes (N° 12).

La variation de durée des révolutions sous l'influence des changements de température peut être facilement appréciée par l'adoption d'une cadence (Voir chapitre de Technique : enregistrement) basée sur le temps d'exécution du mouvement abducteur. Nous comptons des rythmes de 4 temps, de 6, de 8, de 10, de 12 temps. Les rythmes rapides sont ceux des températures élevées (18°) les rythmes lents, ceux des températures basses (12° à 15°). Nous n'avons pas noté au stade G de températures extrêmes, sauf dans un cas (N° 3, 23°), et les températures inférieures d'élevage ont été soit normales (14°), soit très voisines de la normale. Le mouvement réglé sur un rythme de 12 temps et 5 secondes de durée (N° 12) peut donc être considéré comme régulier et proche des conditions naturelles.

On doit remarquer que la chaleur accélère à la fois la rapidité d'exécution du mouvement et son renouvellement ; ainsi un rythme de 6 temps dure 2 secondes (N°s 5 et 9, à 17°5 et 18° C.) et comprend (N° 5) un aller et retour du déplacement pendant une demi-seconde environ, plus un intervalle de repos d'une seconde et demie ; un rythme de 10 temps (N° 11, à 15° C.) dure 4 secondes, pendant lesquelles les 2 temps du déplacement aller et retour ne comptent que pour 0,8 seconde de seconde (4 : 10 et × 2) alors que la pause s'allonge à plus de 3 secondes. *L'élévation de la température diminue donc le temps de pause beaucoup plus vite qu'elle n'accélère le mouvement lui-même; la baisse de température augmente la pause plus vite qu'elle ne ralentit le mouvement.* D'autres exemples peuvent être donnés. Sur 12 temps (N° 12), la pause (immobilité) s'étend sur 10 temps, c'est-à-dire qu'elle équivaut à 5 fois

la durée du déplacement complet, et la détente totale compte pour 11 temps. Quand il s'agit d'une révolution de 6 temps (N°s 2, 3, 5, 9), rythme très habituel entre 16° et 18°, la pause se raccourcit à deux fois la durée du déplacement total et le relâchement musculaire total avant la reprise n'est plus que de 5 fois le temps du raccourcissement ; bien plus, un rythme de 4 temps (N°s 6 et 7) égalise la pause au mouvement d'aller et retour et la durée de la détente complète est de 3 fois seulement le temps de la contraction.

III. *Influence de la croissance.* — A l'apparition du mouvement, la durée de la contraction et celle de la révolution ne diffèrent guère des intervalles de temps constatés plus tard, pour les mêmes manifestations, quand la déviation est plus forte. Cependant par exception, chez le N° 3, le renouvellement des premières contractions unilatérales a été compté sur 4 temps, tandis que le déplacement bilatéral observé 15 et 45 minutes plus tard, à la même température (17° C.), a marqué pour chaque révolution un rythme de 6 temps. Le plus souvent, en milieu constant, le rythme d'apparition des contractions unilatérales isolées est maintenu au moment de l'établissement des contractions bilatérales; cela se passe ainsi chez le N° 5, où la révolution dure 2 secondes, sur 8 temps, à la fois pour le seul mouvement D et pour le double mouvement consécutif. On peut dire qu'à une même température, le rythme du muscle d'un même embryon reste le même, quelle que soit la quantité de substance musculaire mise en jeu ; *l'entrée en fonction de nouvelles fibres ou de nouveaux myotomes n'apporte pas de changement dans la durée des révolutions.*

IV. *Les modes individuels de contraction : influence des antécédents.* — Les embryons n'agissent pas tous de la même façon. Il est facile de s'en rendre compte. Voici S Ba^1 (N° 10), placé à 12° de température, qui renouvelle ses contractions sur 8 temps, tandis que S Ba^2 (N° 11) et S Ba^3 (N° 12), à 15°, c'est-à-dire à une température de 3 degrés plus haute, ont un rythme plus lent, compté sur 10 temps. Pour ces deux catégories d'embryons la relation des phénomènes de durée est inverse de la normale. L'anomalie tient à un mécanisme particulier des réactions intérieures qu'il nous est impossible de définir, mais dont nous pouvons rechercher la cause générale. Les antécédents des animaux éclairent la question. Les trois embryons ont été élevés, depuis leur sortie de l'oviducte maternel, au laboratoire de Banyuls ; mais S Ba^1, dont les mouvements sont plus vifs malgré une température plus basse, s'est

constamment trouvé dans un milieu favorable, tandis que SBa^2 et SBa^3 ont subi, huit jours avant l'apparition du mouvement et pendant 48 heures environ, une élévation anormale de la température (entre 21° et 23°) ; leur croissance en parut, d'abord, accélérée, mais il est possible que cette chaleur anormale ait retenti sur leur constitution, et déterminé des réactions consécutives plus lentes et amoindries. Ainsi le problème des comportements divers des embryons, dans un milieu donné, peut être résolu par la connaissance des antécédents. Les meilleures conditions d'élevage et d'examen des œufs de Sélaciens ne rappellent que de loin le milieu naturel ; les embryons étudiés n'ont pas été élevés ensemble ; ils ont subi, chacun, des circonstances particulières, parfois voisines, rarement identiques ; aussi ne doit-on pas s'étonner des divergences légères que présentent actuellement leurs mouvements dans un même milieu. Ainsi, les N°s 6 et 7 ont un rythme de 4 temps vers 18° ; le N° 5, un rythme de 8 temps à 17°5 ; le N° 9, de 6 temps à 18° ; les N°s 2 et 3, de 6 temps à 17°.

Cependant il est légitime de penser que, dans la nature, les embryons de *Scylliorhinus*, soumis aux mêmes conditions favorables, ont des réactions semblables. La manière égale dont se comportent les N°s 11 et 12, élevés côte à côte dans le même cristallisoir, depuis l'oviducte maternel, après avoir subi ensemble la hausse de température dont j'ai parlé, peut constituer la preuve de ces assertions ; tous deux ont été impressionnés au même degré par les événements et leur développement s'est effectué de concert ; à la même heure (15 h.), le 10 janvier 1918, ils ont tous deux remué pour la première fois ; puis à 15°, le N° 11 (SBa^2) montra un rythme de 10 temps, en 4 secondes ; tandis qu'à 14°, le N° 12 (SBa^3) montrait un rythme de 12 temps en 5 secondes, mais quand la température du milieu fut montée pour celui-ci d'un degré, il réagit aussi en 4 secondes et 10 temps, comme son compagnon.

V. *L'inégalité des deux rythmes latéraux et la loi des combinaisons motrices.* — L'inégalité des révolutions de chaque bande myotomique devient évidente à une température légèrement inférieure à la normale (12° chez le N° 10) qui, en ralentissant l'activité musculaire, prolonge le temps des périodes et rend plus apparente la différence de leur durée. Elle fait comprendre la *suite ordonnée des combinaisons motrices bilatérales* dont nous avons exposé le cycle à l'occasion des phénomènes observés chez le N° 10. On voudra bien se reporter à cette observation pour con-

naître la série des attitudes, reproduites constamment dans le même ordre, si la même inégalité de durée persiste entre les révolutions latérales. Nous avons noté que le nombre des attitudes présentes dans chaque combinaison motrice d'un cycle est d'autant plus petit que l'inégalité rythmique entre les révolutions opposées est plus grande.

La loi des combinaisons introduit, dans la connaissance des mouvements, cette notion capitale que *le changement d'attitudes, pris d'abord pour une manifestation imprévisible, exprime au contraire l'activité régulière et continue, c'est-à-dire rythmée, de deux muscles distincts.* Il constitue l'une des preuves de l'« isolement fonctionnel » de chaque bande myotomique sur lequel nous revenons plus loin (au paragraphe 4).

VI. *L'arrêt fictif du mouvement pendant la conjonction.* — Autant les mouvements opposés sont faciles à apprécier tant qu'ils se produisent à distance les uns des autres, autant leur jeu devient confus quand ils chevauchent l'un sur l'autre. Cependant, la longueur des révolutions pour chaque contraction latérale reste constante. On s'en rend compte en les suivant à travers toutes les combinaisons du double mouvement. En période de conjonction les révolutions des fonctionnements opposés confondent leurs temps, mais chacune d'elles reste invariable.

On avait d'abord pris la neutralisation des déplacements pour un arrêt (N° 5) ; mais on s'est rendu compte ensuite qu'*il n'y a jamais d'arrêt* : la contraction rythmée est constante dans sa reproduction (N°s 10, 11, 12). Faute d'avoir saisi le jeu des conjonctions, l'observateur pourrait être surpris par la durée de l'immobilisation, quand la différence extrêmement légère des rythmes prolonge la période des rencontres. Ainsi on ne remarque aucun mouvement du N° 11 *pendant* 24 *secondes*, ni aucune apparence de contraction chez le N° 12 *pendant* 40 *secondes* La durée des autres attitudes de mouvement est du reste tout aussi longue chez ces embryons.

La neutralisation complète des mouvements n'existe en réalité que tout au début des contractions. Quand celles-ci deviennent plus fortes et plus étendues, un mouvement de cabrement vertical se manifeste, comme le résultat commun des contractions coïncidentes. Il est déjà perceptible chez le N° 10 à un fort grossissement, trois heures après l'apparition de la motilité.

VII. *La conservation de la différence entre les rythmes particuliers, au cours des modifications générales d'activité.* — Pendant les variations générales légères de l'activité musculaire, provoquées par un changement de température, la différence des intervalles entre les renouvellements

des deux rythmes latéraux, qui règle le cycle des combinaisons motrices, peut rester sans changement (N° 12).

VIII. *L'indépendance du rythme vis-à-vis des obstacles mécaniques qui s'opposent au déplacement.* — Dans les cas où le mouvement est gêné (N° 2) ou très réduit (N° 4, 6, fig. IX) par le contact de la tête avec le vitellus, ou amoindri d'un seul côté par un renversement latéral (N° 8), on observe dans son renouvellement une période régulière et constante, d'une durée normale pour la température ambiante. Cette constatation établit que le *rythme n'est pas influencé par les obstacles naturels qui, dans l'œuf, s'opposent au mouvement.* Le N° 6, par exemple, dont le diagramme du déplacement est donné figure XI, possède un rythme rapide de 4 temps, normal à 18° de température. Le N° 5, dont le mouvement commence du seul côté droit, incliné vers le vitellus, montre une répétition constante et rythmée de ce mouvement qui arrive même à déterminer une courbure passive résiduelle du côté contracté. Le N° 4, pour les mêmes raisons, a une figure de contraction semblable à celle du N° 6 (fig. XI) et bat sur 6 temps, à 16°. Le N° 2, dont le contact avec le vitellus est beaucoup plus léger, présente une déviation céphalique presque normale.

IX. *La vitesse égale de reproduction des mouvements dans un milieu constant.* — Le muscle est toujours adapté aux conditions du milieu qu'il reflète par son activité, mais *de lui-même il ne change pas son mode de réagir.* Quand, par exemple, on trouve dans des conditions bien établies et constantes, pour la révolution d'un côté, le chiffre de 6 temps, à aucun moment ce nombre n'est modifié. Il n'arrive jamais que la durée de la révolution tombe à 8 temps ou monte à 4 temps ; et cependant le muscle est très irritable et très sujet à varier suivant le milieu.

2° *L'amplitude égale de tous les déplacements libres de même sens à une époque donnée.*

Par mouvement libre j'entends non seulement l'absence de tout obstacle mécanique sur le trajet du corps fléchi, mais encore l'affranchissement de toute intervention limitante du déplacement opposé. L'égalité des contractions ne persiste que pendant une époque déterminée de la croissance. Même au cours du stade G, il ne fait pas doute que l'étendue du déplacement augmente rapidement à partir du début de la motilité ; ainsi, chez le N° 10, l'angle de déviation passe de 2 à 5 degrés en 1 h. 30'. Les obstacles éventuels qui, à l'intérieur de la coque, amoindrissent le déplacement, tels que le renversement par les glaires, le

frottement contre le vitellus, peuvent, par leur constance, donner aux manifestations du mouvement l'apparence d'une égale intensité. (Nos 2, 4, 6, 8). Aussi n'est-ce que sur les mouvements absolument libres d'entraves qu'est fondée la règle de l'amplitude égale des déplacements ; ceux-ci ne doivent être considérés aussi que, dans un seul sens, comme l'effet des contractions de la même bande musculaire et, pendant la comparaison, les conditions d'activité doivent rester absolument les mêmes dans le milieu ambiant. Nous avons vu la vitesse du rythme augmenter avec la température (au-dessous de 20°) ; mais la valeur du déplacement s'accroît aussi avec la température : ainsi les embryons d'été ont une amplitude de mouvement plus grande que ceux d'hiver (Nos 10, 11, 12), au seuil du stade H.

3° *La propagation de l'onde.*

Elle existe dès que plusieurs myotomes se contractent. Il est possible que cette condition soit réalisée dès le début et qu'à son apparition le mouvement ne soit pas limité à un seul myotome ; c'est un problème très délicat, que nous n'avons pu élucider. Il est en tout cas certain que l'onde propagée peut être constatée d'une façon précoce chez certains embryons renversés latéralement, qui présentent, en même temps qu'un champ plus largement visible du territoire myotomique, un déplacement latéral moins prononcé. Ainsi le N° 8 (fig. XIII), vu à travers la coque à un fort grossissement, nous a montré l'origine de la contraction dans les premiers myotomes placés derrière le placode auditif. Une autre disposition naturelle assez fréquente favorise la démonstration de la propagation ; c'est la limitation du déplacement céphalique par le frottement de l'extrémité proseneéphalique sur le vitellus ; entre deux parties immobilisées, constituées par l'extrémité antérieure et la région pédiculaire, l'avant-corps ondule d'une façon plus réduite encore que dans le cas du renversement latéral, et l'on voit nettement la marche craniocaudale de l'onde. Cette constatation fait l'intérêt de l'embryon N° 4 et peut aussi être notée sur le N° 6 (fig. IX). Les animaux soulevés au-dessus du vitellus et dont le déplacement est libre sont moins favorables à cette étude ; le battement à droite et à gauche accapare l'attention et empêche de constater le cheminement léger de l'onde, tant à cause de l'amplitude de la déviation latérale que par suite de la rotation de l'extrémité céphalique autour de l'axe longitudinal, qui dérobe aux yeux la région contractée.

4° *L'autonomie de chaque bande myotomique.*

L'indépendance de chaque bande latérale est prouvée par le rythme spécial qui distingue sa révolution. Nous pouvons l'analyser à l'apparition et dans le cours du mouvement.

A. *Le mode unilatéral d'apparition du mouvement.* Le fait que le mouvement est parfois unilatéral à son début suffit pour affirmer qu'aucun lien n'existe entre les muscles des deux côtés. L'unilatéralité s'observe sur les N°s 2, 3, 5 et 10. La contraction unilatérale isolée peut être aussi bien la gauche (N°s 2, 3) que la droite N°s 5, 10). L'intervalle de temps qui sépare la venue des deux contractions est variable, mais toujours peu considérable ; il est de 5 minutes chez le N° 2, de 2 minutes chez le N° 5, de 14 minutes chez le N° 10, de 1 heure et demie chez le N° 3. Chez le N° 5, à 17°5, le premier mouvement apparu est resté pendant deux heures plus puissant que le mouvement opposé, après l'apparition de celui-ci.

B. *L'autonomie, dans le cours des déplacements,* se manifeste par le renouvellement particulier de chaque contraction latérale. Nous n'avons, en effet, jamais rencontré la même cadence rythmique pour les deux côtés ; les deux rythmes sont parfois à peine dissemblables, mais toujours différents. La répétition d'une différence, si minime soit-elle, accroît progressivement l'écart de temps qui sépare les moments des contractions opposées et détermine ainsi *le cycle des combinaisons motrices* (Voir N° 10). Les associations semblables de mouvement se répètent d'autant plus nombreuses que la durée des deux rythmes est plus égale, mais le cycle finit toujours par être parcouru, si la même discordance persiste. Parfois, en cours de chevauchement, il se produit une *inversion* dans la durée relative des révolutions, en ce sens que la plus longue devient la plus courte ; la marche des combinaisons se fait alors en sens contraire ; mais la durée inégale des rythmes existe toujours.

L'absence de liaison fonctionnelle entre les bandes musculaires latérales confirme l'automatisme de leur contraction ; car si l'on voulait rapporter celle-ci à l'action nerveuse, la constatation de deux rythmes discordants entraînerait à penser que ce n'est pas un, mais deux systèmes nerveux qui fonctionnent et deux systèmes nerveux indépendants.

En dehors des faits expérimentaux (ablation de la moelle) qui démontrent péremptoirement l'indépendance de la contraction myotomique vis-à-vis du système nerveux, les caractères du mouvement, la

constance et la régularité du rythme, l'amplitude égale des déplacements le désignent comme de nature musculaire ; nous montrerons dans le chapitre VII la valeur générale de ces caractères.

La différence de durée des révolutions latérales continue parfois d'exister malgré de légères variations des conditions de milieu ; mais il arrive aussi, comme nous le verrons aux stades suivants, que le bouleversement des conditions ambiantes est l'occasion de manifestations particulières pour chaque bande latérale. Ces faits concourent à prouver le fonctionnement indépendant des deux muscles.

5° *L'irritabilité.*

Les phénomènes d'irritabilité nous ont servi dans les précédents paragraphes à montrer les variations des caractères essentiels de la contraction ; nous ne ferons que les rappeler très succinctement.

1° Le muscle est surtout *irritable par les changements de température :* *a*) l'embryon N° 3 s'affole vers 21°-22°; à 23°, il s'arrête ; reporté alors dans un milieu neuf, à une température de 15°, il reste encore immobile pendant 3 minutes; *b*) entre 16° et 18°, les mouvements sont plus amples (angle d'abduction de 10° à 15°), plus vite renouvelés (4, 6, 8 temps) et plus vite exécutés qu'entre 12° et 15° de température ; ils n'ont alors que 2 à 5° d'amplitude et se reproduisent sur un rythme plus lent (10 ou 12 temps).

2° Le muscle est, par contre, *peu irritable par les excitants mécaniques*, tels que les obstacles naturels (vitellus, tractus glaireux) qui *s'opposent* à son raccourcissement ; ils provoquent l'immobilisation de l'extrémité céphalique ou le renversement latéral du corps, mais ne déterminent aucune modification du rythme normal.

La rencontre même des mouvements, leur opposition complète ou partielle, le secouement des boiteries rapides, n'entraînent aucun désordre rythmique. Ainsi le muscle ne réagit pas aux obstacles ; mais il est irritable par les frottements et surtout par la piqûre, comme nous le verrons aux stades suivants.

B. Les conditions actuelles du mouvement

1° *L'apparition du mouvement.*

I. *Mode.* — Nous avons vu le mouvement débuter parfois d'un seul côté et la valeur de ce fait pour la démonstration de l'indépen-

dance musculaire unilatérale (4e paragraphe du chapitre précédent).

II. *Stade anatomique.* — Le moment d'apparition est le stade G, ainsi qu'en font foi les silhouettes en vue dorsale prises sur les embryons vivants (fig. VIII, IX, X, XII, XIII); de plus, les caractères du cerveau et des placodes acoustiques indiquent la fin de ce stade, comme nous l'avons signalé au 4e paragraphe des « Caractères anatomiques » (p. 263).

Le nombre visible (fig. VIII) des protovertèbres, une heure et demie après le début du mouvement à 17°, est déjà de 24 chez l'embryon N° 2 ; quelques instants après le début, chez le N° 8, il est de 22.

La longueur des embryons est, à cet instant, de 3 mm. à 3 mm. 5. Avant le mouvement nous avons observé un embryon de 3 mm. (fig. II) et un second embryon fixé au formol, pris comme type de description, qui a 2 mm. 8 (fig. III à VI); vivant, celui-ci devait avoir 3 mm. 3 environ. On peut donc attribuer une longueur de 3 mm. 3 à 3 mm. 5 aux embryons qui montrent la première contraction; 3 mm. 5 est du reste la longueur que reconnaît S. Paton (**1907**, p. 537) aux embryons de *Pristiurus* chez lesquels il a aperçu les premiers mouvements ; mais il n'a pas fixé leur stade ni reconnu leurs caractères anatomiques. F.-M. Balfour (**1876**, p. 291, M. E.), n'a signalé les mouvements spontanés qu'à une époque beaucoup plus tardive, au stade I.

2° *Le siège du mouvement.*

I. Le lieu de la première contraction. A) Embryons d'été (p. 296). B) Embryons d'hiver (p. 297). — II. Le changement de place du bord pédiculaire antérieur (p. 297). — III. L'étendue du territoire contractile au seuil du stade H (p. 298).

I. *Le lieu de la première contraction.* — Sans aucun doute, les myotomes métotiques antérieurs se *contractent dès le début.* On peut laisser la question en suspens pour le premier, placé derrière le placode auditif et dont les limites sont très indistinctes ; mais le resserrement des 2e et 3e segments et celui, plus apparent, des 4e, 5e et 6e a été constaté sur divers embryons et particulièrement sur les Nos 7 et 8 (fig. XII et XIII) ; ce dernier se présentait couché sur le côté droit, d'une façon très favorable à l'examen sous un fort grossissement ; il permit de saisir sur le vif l'effet localisé de la contraction. Il y a donc lieu de réformer l'opinion que j'avais précédemment formulée (**1914** *a*) que la première contraction siège d'abord à distance de la tête sur le 3e ou le 4e myotome du tronc. S. Paton (**1907**) s'est trompé aussi, en disant que le tiers moyen

du corps était probablement le seul à être mobile au début du mouvement. Il faut, en effet, se garder de confondre le lieu de la première courbure avec le lieu de la première contraction ; le premier dépend des conditions mécaniques qui règlent l'exécution du déplacement et se produit à l'endroit de la moindre résistance, entre la région branchiale et le lien pédiculaire ; le pli de coudure se dirige toujours obliquement en haut et en arrière et vient se présenter, à une vue dorsale, assez loin de la tête. La place de la première contraction importe davantage, et pour l'apprécier il est nécessaire de constater, comme nous l'avons fait, *le resserrement particulier des myotomes* à un fort grossissement.

La contraction ne revêt pas le même aspect chez les embryons d'été, qui sont plus actifs, et chez les embryons d'hiver. Voyons d'abord les premiers.

A. *Embryons d'été.* Cherchons où se produit le maximum de courbure, au début du mouvement. Toutes les constatations s'accordent à le placer à l'endroit du 4e myotome (Nos 4, 6, 7, 8). Si l'on examine l'embryon qui a été fixé avant l'apparition de la motilité (fig. v), on voit que le 4e myotome se trouve en arrière du bord antérieur du pédicule et reporté vers le tiers moyen du corps, où Paton a placé du reste le début de l'activité musculaire. Lorsque l'animal est renversé sur le flanc droit, comme chez le No 8, nous notons que le 4e myotome est le siège de la plus forte contraction, que les 5e et 6e segments se contractent encore, mais que le 7e est immobile.

Ainsi, à un court intervalle du début, chez les embryons d'été (examinés entre 16o et 18o), nous voyons déjà 5 ou 6 myotomes fonctionnels ; de plus, pour des causes mécaniques et pour la raison physiologique d'une action musculaire plus puissante, c'est au niveau du 4e myotome que se fait le maximum de la courbe.

A un point de vue plus général, nous constatons que si les tout premiers myotomes se contractent à l'apparition du mouvement, cependant ils ne sont pas les seuls à se contracter. Du moins, nous n'avons pas vu leur contraction isolée. Il ne nous est donc pas permis d'affirmer par l'examen des embryons d'été que l'avènement de la contractilité, dans la région cervicale, s'effectue strictement d'avant en arrière. Le premier déplacement visible résulte de la mise en activité d'au moins 4 myotomes. Mais en revanche, on peut certifier que pendant le fonctionnement des myotomes chez les Nos 4 et 8 *le point de départ de la contraction se*

produit derrière l'oreille et que *l'ondulation chemine, à partir, de là, progressivement en arrière.*

B. *Embryons d'hiver.* Les embryons d'hiver (Nos 10, 11, 12) ont un mouvement de début beaucoup moins ample que ceux d'été ; le développement marche chez eux plus lentement, en raison de la température voisine de la normale où ils ont été élevés, et peut-être devons-nous accorder plus de valeur à leurs premières manifestations qu'à celles des embryons d'été pour juger le lieu des premières contractions. Celui-ci est nettement situé à la partie antérieure de la rampe cervicale ; en effet, chez le No 10, seule la partie qui précède le pédicule se déplace ; de même, chez les Nos 11 et 12, la déviation céphalique est presque linéaire. Sur aucun de ces embryons on ne voit la formation d'un creux dans la région contractée, et cette absence de courbe sur le corps prouve, à notre avis, que la contraction très faible n'est pas encore parvenue dans la région pédiculaire, c'est-à-dire au bas de la rampe occipitale, où la plus grande souplesse des tissus pourrait permettre une déformation localisée.

En fin de compte, de tous nos éléments d'information, nous concluons que les myotomes métotiques les plus antérieurs sont bien ceux qui fonctionnent les premiers. Ils sont impuissants à exécuter, à l'origine, un déplacement d'ensemble que nous puissions facilement analyser, et nous n'avons pas saisi sur le fait leur resserrement isolé ; mais nous apportons deux arguments pour appuyer l'idée de leur naissance à l'activité dans le sens cranio-caudal :

1o l'absence de participation, chez les embryons d'hiver, des myotomes placés au bas de la rampe cervicale et dont la contraction se manifeste chez les embryons d'été par une courbe légère ;

2o le sens antéro-postérieur de la propagation observée chez les embryons d'été, quand déjà l'onde s'empare des six premiers myotomes (Nos 4, 6 et 8) ; nous avons vu chez eux le départ du mouvement se faire derrière l'oreille et non au 4e myotome, cependant le plus puissant. Il nous paraît légitime de penser que la fonction a pris naissance dans l'ordre où s'établit plus tard l'ondulation propagée.

II. *Le changement de place du bord pédiculaire antérieur.* — Le rapport de l'embryon avec le pédicule est variable ; à mesure que les mouvements se précisent, le bord antérieur de l'attache vitelline recule et passe de la région ventrale (fig. v) à la région postérieure du péricarde fig. xvi). Le volume de ce dernier croît rapidement ; la tête saille de

plus en plus vers l'avant. Les premiers myotomes, placés d'abord en arrière du bord pédiculaire antérieur, s'avancent à son niveau, puis le dépassent pendant la période du développement (stade H) qui voit s'affirmer le mouvement. La comparaison des faces latérales sur les embryons fixés des stades G (fig. v) et H (fig. xvi) est instructive à cet égard.

III. *L'étendue du territoire contractile au seuil du stade H.* — Le fond de la courbure se déplace rapidement en arrière sur la chaîne myotomique; après une demi-heure de mouvement, il est, chez le N° 2, entre le 5e et le 6e myotome, et l'on voit déjà se resserrer les 7e et 8e segments.

A cet instant, le maximum de la courbe se trouve juste en arrière de la région cardiaque, c'est-à-dire derrière le bord antérieur de l'attache vitelline ; mais nous avons vu que celui-ci ne constituait pas à ce stade un point de repère fixe; il vaut mieux ne pas s'en rapporter à lui et compter le nombre des myotomes fonctionnels.

L'extension de la contractilité jusqu'au 8e myotome est très rapide, surtout chez les embryons d'été. Ainsi chez le N° 2, à la température de 17°, nous constatons les phénomènes suivants : à 10 heures, immobilité; à 11 heures, apparition de la contraction G ; à 11 h. 5, celle de la contraction D ; nous sommes donc bien au début du mouvement ; or à 11 h. 30, la contraction s'étend déjà jusqu'au 8e myotome ; la progression du fonctionnement d'un segment à l'autre à ce stade et à cette température n'est donc pas une affaire d'heures, mais de minutes. Déjà chez l'embryon N° 8, dont les caractères anatomiques sont bien du stade G (fig. xi), le maximum de la courbe est au 4e myotome et il existe un léger mouvement des 5e et 6e segments ; le 7e est immobile. J'estime qu'à la température de 18°, où il se trouve, le développement de la contractilité jusqu'au 9e s'établira en une demi-heure environ.

Nous pouvons encore nous faire une idée de la rapidité de la croissance et de la mise en fonctionnement des myotomes à haute température par l'exemple du N° 1. Il a été fixé 14 heures environ après le début du mouvement; il montre alors les caractères du stade H, et nous servira de type pour la description de celui-ci. En comparant les figures iii, iv, v, faites d'après un embryon au seuil du mouvement avec les figures xvi, xvii, xviii, qui représentent le type du stade H, on peut mesurer les changements survenus en 14 heures, à 16-18° C.

3° *La figuration maximale du mouvement.*

I. Son déterminisme en général (p. 299). — II. L'aspect particulier des attitudes : 1° A l'apparition du mouvement (p. 300) ; 2° au seuil du stade H (p. 300). — III. Les conditions mécaniques du mouvement normal : 1° Les causes de l'inclinaison dorsale (p. 300) ; 2° Le rejet du fond de la courbe du côté de la ligne médiane opposé à la contraction (fig. VII) (p. 301). — IV. Les variétés de mouvement et leurs causes : 1° La température (p. 302) ; 2° Les obstacles mécaniques : le vitellus, les tractus glaireux et les types de mouvement qu'ils occasionnent : *a*) à tête fixée ; *b*) à inclinaison dorsale prédominante ; *c*) à corps renversé (p. 302).

I. *Son déterminisme en général.* — Tout déplacement exécuté à un moment donné est la résultante des forces en présence ; ce sont, d'une part, la contraction des myotomes parvenus à l'activité et, d'autre part, les résistances qui s'opposent à la flexion du corps. On peut classer ces dernières en trois groupes : 1° celles qui tiennent au corps lui-même et, par exemple, à la fermeté plus ou moins grande de l'axe chordal ; 2° celles qui tiennent aux annexes pédiculaires, à la forme, aux dimensions de l'attache vitelline ; 3° celles qui sont extérieures et pour ainsi dire, étrangères à l'animal, tout en faisant partie de l'œuf, telles que la boule vitelline, les tractus glaireux, etc. La résultante varie à chaque moment de l'évolution ontogénique, dans la mesure où les forces opposées se modifient; le mouvement est l'expression de leur équilibre.

Nous connaissons les territoires contractiles pour avoir vu se resserrer les myotomes actifs, mais l'étude des résistances est à faire. Elle est très complexe. Nous ne pouvons guère obtenir de résultats que par déduction, en nous figurant ce que serait le mouvement sans leur présence, et en expliquant l'attitude actuelle par leur intervention. Les conclusions que nous apportons dès ce début de la contraction n'ont pas été établies par le seul aspect des premiers déplacements, mais sont le fruit d'une étude d'ensemble faite aux stades G, H, I, et adaptée ensuite aux circonstances particulières du premier mouvement. La suite des événements précise en effet la valeur des conditions mécaniques. L'extension graduelle de la puissance contractile et le dégagement progressif de l'étreinte pédiculaire font ressortir la nature des obstacles primitivement rencontrés.

La *figuration maximale* de chaque étape, représente le déplacement arrivé à son maximum, pendant les mouvements libres; nous examinerons ses caractères, au stade G, avant de montrer les conditions de sa formation.

II. *L'aspect particulier des attitudes.* — La croissance change la forme du corps en même temps qu'elle étend l'activité myotomique et l'aspect de la courbe de flexion diffère au début de la motilité et à la fin du stade.

1° *A l'apparition de la motilité.* — L'attitude est caractéristique chez les embryons d'hiver (N°s 10, 11, 12). Il s'agit d'une *inclinaison dorsale de la tête vers le bas,* d'un côté ou de l'autre, c'est-à-dire d'une rotation de la partie cervicale ascendante autour de son axe longitudinal. Cependant le mouvement comprend aussi une *déviation latérale minime,* comme si l'axe longitudinal du cou se ployait sur le côté en même temps qu'il tourne.

Le déplacement a pu être décelé dès la première contraction chez les N°s 11 et 12 alors qu'il était linéaire, c'est-à-dire de l'épaisseur du placode auditif, de la moitié de la saillie oculaire. La déviation latérale prend dans la suite une importance plus grande.

2° *Au seuil du stade H,* le mouvement présente l'aspect de la figure VII, et, à part le degré du déplacement, montre alors les caractères de celui que nous reconnaîtrons à ce stade. Nous voyons l'inclinaison dorsale de rotation se combiner avec une déviation latérale qui porte la tête à 10°-15° de la ligne médiane ; de plus, au bas de la rampe cervicale, le corps se creuse à l'union de la partie céphalique libre et de la région du corps fixée par l'attache vitelline. La courbe, convexe du côté opposé à la contraction, est en même temps déplacée tout entière de ce côté ; la tête prolonge la partie antérieure de la courbe, sans prendre part au mouvement; la partie postérieure de celle-ci, très courte de rayon, vient rejoindre rapidement la ligne médiane dans le tiers moyen du corps qui est encore inerte et de plus immobilisé par l'amarre serrée du pédicule. L'axe du corps, représenté à gauche sur la figure VII, indique schématiquement la déviation constatée à une inspection dorsale de l'embryon.

III. *Les conditions mécaniques du mouvement normal.* — Nous supposons la tête suffisamment dressée au-dessus de la boule vitelline pour n'être pas gênée dans son transport. Deux phénomènes surtout doivent être expliqués : 1° L'inclinaison dorsale ; 2° le rejet de la courbe de contraction du côté opposé de la ligne médiane.

1° *Les causes de l'inclinaison dorsale.* Théoriquement, si l'avant de l'animal était dégagé du pédicule, si l'embryon était rectiligne, et si, dans le sens de la hauteur, le milieu des myotomes actifs correspondait au niveau de l'axe chordal, la courbe normale serait figurée par une déviation latérale directe. Les trois conditions principales qui déterminent la direction du mouvement sont donc : la place des fibres musculaires actives par rapport à la chorde, la conformation de l'attache vitelline, la direction ascendante du cou.

a) La striation des fibres musculaires apparaît, d'après BALFOUR (1876), non sur toute la hauteur de la chorde, mais en regard de ses deux tiers dorsaux. La courbe de flexion aurait donc, dès le début, tendance à se serrer davantage du côté dorsal, que du côté ventral; cependant l'influence de la position des fibres musculaires paraît légère, comparée à celle des autres conditions.

b) La conformation du pédicule suffit, à elle seule, à expliquer l'effet particulier du déplacement. Les fibres musculaires en se raccourcissant tirent la tête en arrière et latéralement, mais la partie dorsale de l'embryon, étant plus libre que sa partie inférieure, retenue au vitellus, peut effectuer un parcours plus grand; le dos de la tête, en se dirigeant en arrière, bascule ainsi vers le bas.

Au début, tous les myotomes sont placés derrière le bord antérieur du pédicule (fig. V); *le déplacement latéral est donc réduit au minimum et l'inclinaison dorsale, bien que très légère aussi, est le fait principal*; mais à mesure que la tête se dégage en avant, les myotomes antérieurs déterminent une *oscillation latérale* qui se combine avec la rotation autour de l'axe (fig. VII), mais qui dans la suite prend le pas sur elle.

c) L'élévation du cou au-dessus du niveau horizontal du tronc n'est pas encore très importante au stade G (fig. V), mais son influence n'est pas négligeable. Les fibres tirent la partie céphalique libre vers la région du tronc fixée par l'amarre pédiculaire. Si la tête était dressée à 90°, les myotomes rabattraient directement la face latérale sur le vitellus; mais l'élévation du cou est minime; son retentissement sur le mode du mouvement est donc peu marqué; en tout cas ce n'est pas une torsion qui résulte de cette disposition, mais *un pli* dont l'orientation est perpendiculaire à l'axe du cou relevé.

2° *Le rejet du fond de la courbe du côté de la ligne médiane opposé à la contraction* (fig. VII). L'explication de ce phénomène, qui n'existe pas tout au début du mouvement (N°s 10, 11, 12), doit être cherchée dans la situation de la région contractée, entre deux points fixes *situés sur la ligne médiane.*

Le point fixe antérieur est constitué par l'attache cardiaque du pédicule; c'est autour d'elle que pivote la tête; celle-ci se porte du côté contracté, tandis que la région branchiale postérieure se dirige, au contraire, en sens inverse. Le fond de la courbure est placé, suivant le moment de la croissance, au niveau soit du 4e, soit du 5e myotome. La partie postérieure de la courbe revient vers la ligne médiane plus ou

moins vite suivant le degré de laxité de la partie pédiculaire moyenne ; en général elle est de très court rayon au début (fig. VII) et plus allongée ensuite. Chez l'embryon N° 3, à 17°, après une heure et demie de mouvement, la courbe rejoint la ligne médiane vers le milieu du corps. La déviation de la courbe formée par les myotomes contractés prend plus d'ampleur après le stade G, mais c'est toujours la fixation de ses extrémités à la ligne médiane qui oblige la partie moyenne à se rejeter du côté opposé à la contraction.

IV. *Les variétés de mouvement et leurs causes.* — En dehors des changements apportés par la croissance, l'aspect du mouvement se modifie sous diverses influences.

1° *La température.* L'élévation jusqu'à 18-20° détermine une suractivité et une augmentation d'amplitude du mouvement. Les embryons d'été ont un déplacement d'abduction céphalique plus grand que les embryons d'hiver ; il atteint un angle de 10° chez les N°s 5 et 9 et va même jusqu'à 15° chez le N° 1 à une température de 18°, tandis qu'il n'atteint qu'un angle de 6 à 8°, chez le N° 10, au seuil du stade H pour une température de 12°.

2° *Les obstacles mécaniques.* Ce sont le vitellus et les tractus glaireux.

I. *Le vitellus.* — La tête insuffisamment dressée peut frotter contre la boule vitelline. On croyait, au début des recherches, que le contact vitellin existait toujours et modifiait le mouvement ; on lui attribuait l'inclinaison dorsale de la tête; on pensait que le sommet saillant du prosencéphale, touchant le vitellus, était retardé dans son transport, tandis que la région dorsale, libre de contrainte, s'écartait davantage en dehors en s'inclinant vers le bas. L'abaissement expérimental du gâteau vitellin au-dessous de la tête permit de reconnaître cette erreur. La persistance de l'inclinaison dorsale, malgré l'absence de contact, mit ce dernier hors de cause et montra qu'elle tenait au conflit de l'embryon avec le pédicule. Le frottement vitellin existe souvent, mais, à ce stade de contraction faible, il arrête plutôt qu'il ne dévie la tête ; il est cependant une cause adjuvante de rotation.

a) *Le type du mouvement à tête fixée.* Il n'est pas rare que la tête, encastrée dans une encoche de la boule vitelline, soit immobilisée. Dans ces conditions, le mouvement prend un aspect spécial (embryons N°s 4 et 6) qui a été schématiquement représenté sur la figure XI par la ligne de la crête dorsale. Il s'agit encore d'une courbure déviée du côté opposé à la contraction; le retour à la ligne médiane est semblable à celui de la

courbe normale pour la partie postérieure de la flexion ; mais en avant, *le pivot se trouve à l'extrémité de la tête au lieu d'être situé au-dessus du bord pédiculaire.* On constate, au niveau de la tête, la formation d'une coudure légère, placée sur le plan transverse de la première fente branchiale et du neuromère intermédiaire au trijumeau et au facial. Ce type de contraction entre deux points fixes nous a montré avec netteté le cheminement de l'onde (Voir 3e et 4e § de partie A. Physiologie, p. 292).

b) *Le type du transport latéral amoindri et de l'inclinaison dorsale prédominante.* Un contact à peine appuyé, un simple frôlement de la tête sur le vitellus, surtout à l'apparition du mouvement, réduit le déplacement sans l'empêcher et parfois ne gêne que le retour (N° 2). Il favorise l'inclinaison dorsale par le mécanisme précédemment indiqué, auquel j'avais d'abord rapporté le déterminisme de tous les cas de rotation autour d'un axe longitudinal (N° 7).

II. *Les tractus glaireux. Le type de l'embryon renversé.* — Les filaments glaireux maintiennent parfois l'embryon renversé sur l'un des flancs. Dans ces conditions, le mouvement du côté qui touche le vitellus, ne peut donner toute son ampleur ; et celui de l'autre côté, bien que plus apparent, est aussi limité par la pression de la glaire qui a provoqué le renversement. L'embryon N° 8 (fig. XI) est dans cet état ; la visibilité plus grande des myotomes gauches, tournés vers le haut et la limitation du déplacement céphalique, sont des circonstances favorables à l'appréciation du siège de la contraction.

4° *La durée de la mobilité au stade G.*

L'estimation exacte de cette durée est difficile. Elle n'offre du reste d'intérêt que pour une température donnée ; car celle-ci est le grand facteur d'accélération ou de ralentissement de la croissance et de l'activité musculaire.

La rapidité avec laquelle s'étend le territoire contractile chez les embryons d'été témoigne de la vitesse du développement myotomique. En une demi-heure, nous voyons, à 17°, chez le N° 2, la contractilité parvenir jusqu'au 8e myotome ; et au bout d'une heure à 16°, le N° 4 montre une onde propagée jusqu'au 9e segment post-auriculaire.

Les embryons d'hiver (Nos 11 et 12), placés à une température voisine de la normale (14 et 15°), ont une activité bien plus ralentie ; en 17 heures, le transport de la tête n'a encore acquis que la valeur approximative de la saillie oculaire ; il est vrai (Voir rythme : influence des anté-

cédents, p. 288) que ces embryons ont été affaiblis pour avoir subi huit jours auparavant l'influence prolongée d'une température trop élevée (22°). Nous n'avons pas surpris chez l'embryon N° 10 la première contraction; mais la déviation latérale au bout de sept heures seulement d'examen, à 12° de température, montre un angle de 6 à 8°; c'est à ce moment que nous constatons la disposition en cupule, concave en dehors, de la plaque auditive, qui dénonce le stade H.

L'apparition de la deuxième fente branchiale est le seul caractère qui marque sans conteste le début du stade H. Aucun embryon n'a été fixé juste à ce moment; mais nous pouvons estimer la date approximative du phénomène par la comparaison de deux embryons étudiés latéralement sur les figures v et xvi. Le premier montre déjà la lueur indécise de la 2e fente; il est encore inerte, mais au seuil des mouvements. Le second est de la première moitié du stade H, sa 2e fente est petite, mais très nettement éclairée et délimitée; nous avons décrit ses premières manifestations, observées deux heures environ après le début du mouvement (Voir N° 1, S III), et il a été fixé douze heures après elles. Les changements effectués pendant ce laps de temps, à une température de 16-18°, sont considérables. L'aspect des faces dorsales (fig. iii et xiii) est aussi différent que celui des faces latérales.

La numération des métamères apporte ici quelque précision en raison de la transparence des tissus. L'embryon III (Anatomie), de la fin du stade G, a 20 protovertèbres; l'embryon S III (Anatomie) du stade H, en a 29. Nous avons vu le N° 8 (Embryon *f*, vivant), figuré près du début des mouvements (fig. xiii), posséder 22 segments et le N° 2 (Embryon I^2, vivant), après une demi-heure de mobilité, en avoir 23 (fig. viii). Malgré que le nombre de segments puisse subir, pour un même degré de développement général, quelques variations, cependant nous constatons une certaine concordance entre les chiffres énoncés et les intervalles de temps constatés depuis l'apparition de la mobilité.

Nous sommes ainsi amenés à considérer qu'à *la température de* 16 à 18° C., le temps pendant lequel les mouvements peuvent être considérés comme du stade G, *ne dépasse pas* 2 *heures*, et que, par conséquent, l'observation du N° 1 concerne le mouvement au seuil du stade H. A une température inférieure à la moyenne, à 12° par exemple, comme chez le N° 10, la durée de la mobilité au stade G est au moins quatre fois plus longue; mais nous manquons d'informations pour la mesurer exactement.

CHAPITRE III

Le stade H.

§ I. — DESCRIPTION DES EMBRYONS

I. — Caractères anatomiques

A. L'embryon S III : 1° La face latérale droite (fig. XVI) (p. 305) ; 2° La face dorsale (fig. XVII) (p. 308) ; 3° La face ventrale (fig. XVIII) (p. 310). — B. L'embryon F (fig. XIX *a* et *b*, pl. XX) : 1° Le tube nerveux (p. 312) ; 2° Le bourgeon caudal (p. 316) ; 3° Les myotomes occipitaux et la limite de la tête (p. 317) ; 4° Le pronéphros (p. 320); 5° Le pédicule (p. 322). — C. Comparaison de ces embryons avec les types classiques : 1° Le type de BALFOUR (*Pristiurus*) (p. 322) ; 2° Le type de H.-E. et F. ZIEGLER (*Torpedo*) (p. 323).

Les deux embryons que nous allons examiner appartiennent à la partie moyenne du stade ; étudiés *in toto* par des méthodes différentes, ils se complètent l'un l'autre.

N° 1. L'EMBRYON S III (fig. XVI-XVIII).

Il a fait le sujet de l'observation N° 1 au stade G et fut fixé au formol neutre à 10 p. 100 12 heures après cet examen, c'est-à-dire 14 heures environ après le début du mouvement, à une température de 16 à 18°.

Ses caractères morphologiques ont été consignés sur trois dessins qui représentent : 1° la face latérale droite, vue en transparence (fig. XVI) ; 2° la face dorsale observée en lumière réfléchie (fig. XVII) ; 3° la face ventrale regardée en lumière transmise (fig. XVIII).

1° *La face latérale droite* (fig. XVI) est observée presque directement, le ventre à peine soulevé. La face latérale gauche de l'embryon III du stade G (fig. V), à laquelle il est intéressant de la comparer, est au contraire regardée d'un peu haut.

L'embryon S III, dessiné au même grossissement que l'embryon III du stade G, après une fixation semblable, montre par rapport à celui-ci une augmentation notable de volume. Il mesure 3 mm. 9 de long au lieu de 2 mm. 8. La croissance semble avoir été très rapide ; cependant, pour apprécier avec exactitude la valeur d'un développement, on ne peut tirer un argument rigoureux de la seule mesure des longueurs et l'augmentation de volume doit être corroborée par le développement plus avancé des organes. Nous constatons en effet celui-ci ; les changements sont particulièrement grands aux deux extrémités du corps.

La tête, plus courbée, s'est allongée, et porte plus loin et plus bas l'extrémité antérieure. Son plan ventral, qui était précédemment horizontal, est devenu nettement concave en bas. L'archencéphale montre, au-dessus et en avant de l'œil, une encoche superficielle, qui est le premier indice, sur le profil, de sa division en prosencéphale et mésencéphale. La vésicule antérieure reste encore la partie la plus avancée ; elle porte les yeux qui ont subi une légère ascension sur les parties latérales par rapport à la limite inférieure de la tête. Au-dessus de la tache sombre de l'œil, percée de la lumière centrale du cristallin, on aperçoit justement l'espace lumineux de la cavité archencéphalique. Le mésencéphale a acquis, dès maintenant, une saillie particulière qui va devenir

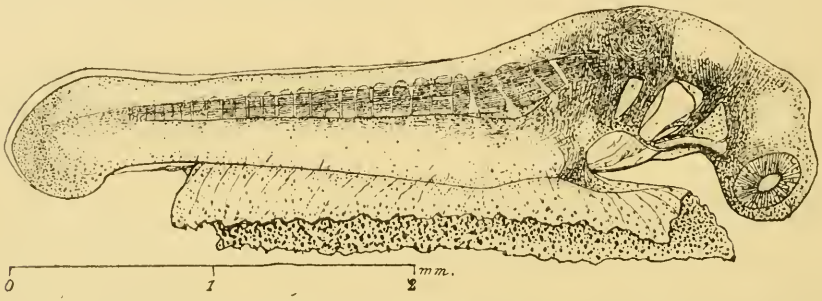


Fig. XVI. Embryon *SIII* (N° I, Anatomie du stade H, déjà figuré vivant à la 2e heure du mouvement, fig. VII) fixé à la 14e heure du mouvement. Face latérale droite vue en transparence.

de plus en plus grande. La disposition du rhombencéphale reste assez voisine de celle de la figure V; les mêmes éléments s'y rencontrent; mais la tache sombre de la plaque trigéminale s'est étendue vers l'œil et au-devant de la première poche branchiale.

Cette première poche est, parmi les trois fenêtres éclairées, situées sur le parcours de la région bucco-pharyngienne, celle du milieu, la plus large, la plus brillante. La cavité mandibulaire ou deuxième somite de Van Wyhe, qui descend dans l'épaisseur du premier arc, est révélée par la fenêtre antérieure ; elle s'est aussi grandement développée et pourrait être confondue, si l'on ne faisait attention, avec une poche branchiale ; on la voit complètement circonscrite dans ses parties dorsale et latérale par la plage nerveuse du trijumeau. Au-dessus de la poche branchiale N° 1 nous ne trouvons, dans le cerveau, comme au stade G, qu'un espace clair d'où ne dérive actuellement aucune formation spéciale. La poche branchiale N° 2 est étroite, allongée verticalement et cependant moins longue que la fente N° 1; au-dessus d'elle, nous voyons une large tache

sombre, prolongée en bas dans les arcs qui encadrent la fente, et qui montre la place du placode acoustique ainsi que des épaississements nerveux du facial et du glosso-pharyngien. Le développement des plages ganglionnaires trigéminale et faciale peut être heureusement suivi sur les reconstructions de DOHRN (1907, pl. XI), malgré que les silhouettes d'ensemble des embryons reconstruits laissent à désirer.

L'obscurité se prolonge en arrière de cette deuxième poche jusqu'aux myotomes cervicaux et l'on n'aperçoit dans cette plage foncée, à un éclairage très intense, qu'une faible lueur, située au-dessus de la paroi postérieure du cœur, au-dessous et en arrière de la fente N° 2. Peut-être cette demi-teinte légère indique-t-elle déjà l'ébauche de la troisième fente ?

Le large développement de la région pharyngienne antérieure, où les spécialisations sont déjà avancées, et le faible volume, en comparaison, de la région cardiaque sont les causes déterminantes de la situation reculée et basse des 2e et 3e poches branchiales à leur naissance. Les lieux d'origine de ces poches, vus sur les figures V (pour la 2e fente) et XVI (pour la 3e), sont presque identiques, au-dessus de la paroi postérieure du péricarde. Mais à mesure que leurs contours s'affirment et qu'elles deviennent plus apparentes, les poches branchiales se déplacent en haut et en avant ; leur migration est l'effet combiné de leur croissance propre, de l'allongement concomitant de la tête et de la dilatation très importante et très rapide de la région cardiaque. Cette migration s'aperçoit par l'examen des figures V, XVI, XIX, XXXVIII. On constate sur cette dernière que la 4e fente apparaît, au contraire des précédentes, au-dessus et au milieu de la face dorsale du péricarde, devenu volumineux.

En arrière du placode auditif peuvent se compter les myotomes. Sur le versant descendant de la tête, on aperçoit quatre territoires musculaires du côté droit (fig. XVI). Les deux premiers myotomes sont situés dans un espace obscur placé derrière l'oreille ; la première ligne intermétamérique est à peine visible ; la seconde est déjà très lumineuse. Le 4e myotome est de tous le plus large, mais il présente assez nettement une ligne foncée verticale qui semble l'indice d'une subdivision. Le 5e myotome commence la série horizontale du tronc, région où les muscles nettement visibles présentent un volume décroissant d'avant en arrière. Le myotome placé au-dessus du bord postérieur du pédicule est le 22e. On compte sept divisions métamériques dans la moitié antérieure de la région post-pédiculaire ; ce qui donne pour tout le corps *un total de* 29 *myotomes* en arrière de l'oreille.

Si l'on retourne l'embryon et qu'on regarde la face latérale gauche en transparence, sous une lumière très oblique, on voit, d'une façon plus nette qu'à droite, les indices d'une subdivision des myotomes de la rampe cervicale ; elle se montrera plus nette encore chez l'embryon F, décrit plus loin; ici, les deux premiers myotomes métotiques sont simples, le 3e est dédoublé et le 4e paraît triplé.

Une autre remarque peut être faite, c'est qu'à mesure que l'on remonte la rampe cervicale, les myotomes sont moins hauts ; les premiers sont au ras la chorde ; ils sont aussi moins sombres, donc moins épais. Dans la région moyenne, pédiculaire, les muscles encadrent le tiers inférieur du tube nerveux et sont un peu plus élevés en avant qu'en arrière. Une ligne sombre, longitudinale, indique assez nettement la limite qui existe entre la moelle et la chorde et une ligne plus sombre indique le bord inférieur de celle-ci. Les myotomes descendent de plus en plus bas à mesure qu'ils sont plus antérieurs, mais ils ne dépassent pas cependant le 1/3 supérieur de la paroi abdominale. Au niveau des 4e, 5e et 6e myotomes, c'est-à-dire au fond de l'ensellure dorsale, on voit entre les prolongements ventraux des somites, ou plaques latérales, et les plaques vertébrales sus-jacentes, un espace clair, qui se prolonge dans les intervalles clairs intermétamériques plus larges en cet endroit.

On aperçoit le cœur, dans le péricarde, comme un tube rectiligne qui s'élève dans la direction de la première poche branchiale. Le 2e myotome visible surplombe le coin postérieur de la cavité péricardique. En arrière de celle-ci, monte du pédicule vers les 3e et 4e myotomes une large traînée sombre qui sépare l'abdomen de la région cardio-branchiale.

Dans l'extrémité caudale, toujours très obscure, on ne distingue pas le passage du canal neurentérique ; mais on aperçoit nettement, au-dessus de la chorde, le tube nerveux légèrement dilaté à sa terminaison et, au-dessous, le prolongement, dit caudal, de l'intestin. La ligne inférieure de celui-ci est en continuité avec la paroi ventrale abdomino-pédiculaire, *sans aucune inflexion vers l'ectoderme.*

Le pédicule s'est rétréci dans le sens longitudinal, relativement à la longueur de l'embryon ; en effet, la face inférieure du cœur est dégagée et l'extrémité postérieure du corps est plus longue que chez l'embryon III du stade G (fig. v), mais l'embryon est à peine plus élevé au-dessus du vitellus, bien que les parois vitellines montrent actuellement la forme d'un toit, au sommet duquel l'animal est placé.

2° *La face dorsale.* La comparaison de la figure XVII avec la figure III

du stade G révèle de profonds changements. La partie antérieure de la tête montre la succession étagée des trois vésicules cérébrales et, sur les côtés du prosencéphale, la saillie plus accusée des globes oculaires. La région antérieure du rhombencéphale se projette comme une proéminence étroite dans le cadre plus large du mesencéphale ; le trait qui la circonscrit en avant répond, dans la profondeur, à l'ébauche de la fissure rhombo-mésencéphalique et, superficiellement, à l'apparition précoce du pli du même nom ; la languette médiane antérieure de la proéminence occupe la place où se développera plus tard le cervelet. En arrière d'elle, sur la partie médiane, le toit épendymaire est resté assez mince pour qu'on aperçoive, entre les parois latérales épaisses, la partie moyenne de la cavité ; la fenêtre transparente ainsi formée, allongée dans le sens longitudinal, se termine au niveau du tiers antérieur des placodes acoustiques.

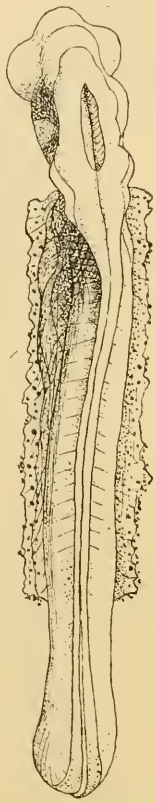


Fig. XVII. Embryon *SIII*$_k$ (N° I, Anatomie du stade II). Face dorsale, en lumière réfléchie. (Voir fig. XVI et VII).

Les bords du cerveau postérieur présentent trois sillons, qui jalonnent quatre renflements neuromériques. Le renflement antérieur correspond à l'origine postérieure du trijumeau, c'est-à-dire à celle du nerf maxillo-mandibulaire et du ganglion de Gasser ; on voit sur la figure XVI le prolongement nerveux descendre derrière la cavité mandibulaire au-devant de la première poche branchiale, tandis que la portion antérieure ou thalamique de la ve paire passe en avant de la cavité mandibulaire et se prolonge jusqu'au-dessus de l'œil. Le renflement cérébral qui suit (à droite sur la figure XVII) correspond au 3e neuromère de Locy (1894-95) et de H.-V. Neal (1898), sans nerf dorsal. En arrière de lui sont les neuromères du facial et du glosso-pharyngien.

La plaque labyrinthique a changé de forme ; son bord dorsal présente maintenant une concavité externe, premier indice de la disposition en cuvette qu'elle prendra plus tard. Ses rapports aussi sont différents ; la figure III montrait le croissant appliqué sur la saillie du facial, actuellement la plaque a reculé et se trouve intermédiaire entre le neuromère du facial et le suivant, le centre de sa convexité nouvelle se place dans le sillon inter-neuromérique. Le fait de ce recul a été signalé par Locy (1894) et confirmé par Kuppfer (1905, p. 163).

D'après la figure XVII, le 4e neuromère, visible extérieurement, devrait être considéré comme celui du glosso-pharyngien et l'acoustique n'aurait pas encore dans ce cas de renflement particulier. LOCY (1894) rattache la VIIIe paire au neuromère du glosso-pharyngien, tandis que NEAL (1898) admet son origine commune avec le facial. Nous prendrons une détermination à ce sujet après avoir étudié l'embryon suivant.

En avant du neuromère trigéminal aucun renflement net n'indique encore l'apparition du premier neuromère trochléaire ou cérébelleux et l'angle latéral antérieur du rhombencéphale n'est pas encore visible.

Entre les deux derniers renflements postérieurs, le toit épendymaire, plus opaque qu'au niveau de la fenêtre antérieure, demeure encore mince ; au-dessus de la ligne médiane, en lumière transmise, le canal épendymaire s'aperçoit comme une traînée brillante, dont l'épaisseur égale celle des parois qui le bordent.

Un liseré limbique léger s'élève sur la moitié postérieure du tronc, s'accroît au-dessus et en arrière de la queue, puis cesse au-dessous du bourgeon terminal pour reparaître entre lui et le pédicule (fig. XVI et XVII).

Le tronc présente dans le sens vertical, de haut en bas, trois étages successifs de plus en plus larges : la région médullaire dorsale, la région chordo-myotomique et la région abdominale. La première, étroite en avant, s'élargit et s'élève en arrière ; la seconde descend comme un toit vers la région abdominale et celle-ci, un peu plus dilatée, s'étend jusqu'au plancher vitellin ; on l'aperçoit sur le côté gauche de la figure XVII.

En regardant par transparence la région des myotomes à son union avec la paroi abdominale, quand le même embryon est redressé aux trois quarts, on aperçoit, en regard des 7e, 8e et 9e myotomes, comptés comme si le segment du bas de la rampe cervicale était le 4e, une traînée plus sombre, signe manifeste d'un épaississement longitudinal ; elle correspond aux premiers rudiments du *pronéphros*, que BURLEND (1914) a trouvés chez des embryons de *Scylliorhinus canicula* possédant 24 ou 25 protovertèbres.

3° *La face ventrale.* La figure XVIII a été dessinée, sur l'embryon vu par transparence, pour démontrer qu'il n'existe plus à ce stade d'ouverture ventrale de la cavité endodermique et que, d'autre part, aucun épaississement anal n'est encore formé. L'orifice qui existait au stade G a disparu ; la jonction des parois ventrales s'est effectuée d'arrière en avant, sur la région post-pédiculaire, suivant le mode signalé par

Schwarz (**1889**, p. 194, fig. 1 et 2) chez *Torpedo*. La figure xviii précise le fait que l'anus, ou mieux l'ouverture cloacale, qui se formera plus tard, ne peut être un reste de la fente primitive et ne tire pas son origine de la lèvre ventrale du blastopore, plus ou moins modifiée, ainsi que l'admet F. Maurer (**1902**, p. 212) d'après les travaux de Katschenko (**1888**) ; le cloaque est *une formation nouvelle, secondaire*, dont nous verrons apparaître l'ébauche, au niveau du bourgeon terminal, sur l'embryon suivant. On aperçoit, par transparence, sur la figure xvii, en arrière de l'attache vitelline, à travers l'ectoderme et l'endoderme non épaissis, l'intestin désigné à tort sous le nom de caudal, puisque la queue n'existe pas encore ; il s'ouvre à plein canal, en avant, dans la cavité digestive sus-pédiculaire. Celle-ci n'est vue dans la boutonnière médiane formée par les parois latérales de l'abdomen qu'à travers la membrane endodermo-vitelline. On peut enlever tous les granules de la face inférieure de cette membrane sans la rompre (fig. xviii) ; elle est horizontale, mais placée au sommet d'un petit talus (fig. xvi) formé par le jaune.

Fig. xviii. Embryon *SIII* (N° I, Anatomie du stade H). Face ventrale regardée en lumière transmise. (Voir fig. xvii, xvi, vii).

Les particularités déjà décrites à propos de la face latérale de la tête peuvent être reconnues ici, malgré l'orientation différente de l'embryon ; les trois fenêtres mandibulaire et branchiales sont faiblement éclairées ; on ne peut guère soupçonner le cristallin, mais on distingue la position des trois vésicules cérébrales, et la comparaison avec la figure xvi permet de situer exactement les noyaux nerveux. On remarque entre l'extrémité dorsale du placode auditif et les origines de la VIIe et de la IXe paires, au niveau de la crête ganglionnaire, un petit intervalle clair.

Derrière la saillie tombante du prosencéphale, entre les deux arceaux mandibulaires, se trouve un enfoncement ; le *golfe buccal*. Sur notre embryon il est beaucoup plus important que la simple échancrure marquée sur la figure H de Balfour (**1876**, pl. VIII). L'épiderme forme, de chaque côté, un pli transparent qui approfondit le recessus. Le fond de celui-ci présente trois lignes foncées qui correspondent : les latérales à la partie inférieure de l'arc mandibulaire, la médiane au raphé sagittal.

N° 2. L'Embryon F (fig. XIX, XIX *bis* et pl. VII).

Après l'observation des mouvements faite à une température de 18° environ, la coque fut ouverte et l'embryon fixé sur place, au pôle dorsal de la boule vitelline, avec un mélange à parties égales de liqueur de Zenker et de formol à 20 p. 100. Nous n'avons pas fait état de ses mouvements dans la partie physiologique ; nous les résumerons ici en quelques mots : le déplacement, bilatéral, est d'un type longtemps régulier sur le mode : contraction D, pause ; contraction G, pause ; chacun de ces mouvements dure un temps à peu près égal, et leur ensemble s'effectue en deux secondes environ.

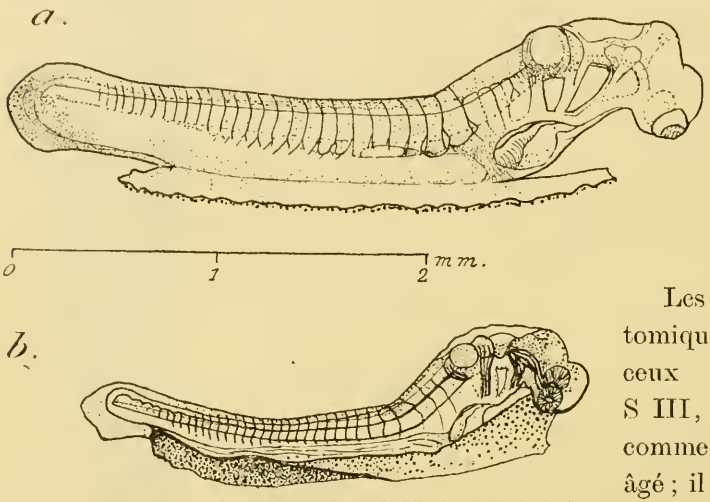


Fig. XIX. Embryon F (N° II, Anatomie du stade H). Face latérale droite vue : *a*) après la fixation au mélange formol-zenker et passage dans l'alcool à 70° ; *b*) après inclusion dans le Baume du Canada. (Voir aussi pl. VII.)

Les caractères anatomiques, voisins de ceux de l'embryon S III, le désignent comme un peu plus âgé ; il a été examiné, après sa fixation, à trois moments différents :

1° Après son passage dans l'alcool à 70°, il possède 3 mm. 3 de longueur et on peut estimer qu'à l'état frais il possédait 1 mm. de plus : 4 mm. 3. Le résultat de cette première inspection est la figure XIX *a*. La liqueur de Zenker rend les tissus opaques et les organes internes sont ici moins faciles à repérer qu'après la seule action du formol.

2° L'inclusion dans le baume du Canada lui donne une grande transparence et permet une meilleure définition de ses parties sombres ; d'un autre côté, elle diminue la valeur et le relief des organes superficiels en faisant disparaître les contrastes d'ombre et de lumière qui les soulignent primitivement. La déshydratation complète provoque un rétrécissement considérable de volume et réduit la longueur totale à 2 mm. 4. La figure XIX *b*, traitée un peu schématiquement, montre les particularités reconnues au microscope binoculaire par ce procédé.

3° Enfin l'embryon est immobilisé entre lame et lamelle dans une cellule pour être observé à de plus forts grossissements et photographié. Nous donnons, planche VII, 5 photographies agrandies 51 fois par rapport à l'objet inclus et 28 fois par rapport aux dimensions de l'embryon vivant ; leur mise au point est faite, de 1 à 4, à un dixième de millimètre environ de distance, en procédant de la surface vers la profondeur, et sous un verre jaune ; la 5e photographie, hors série, est obtenue à travers un verre bleu foncé qui donne une définition d'ensemble plus précise.

Voyons d'abord les caractères généraux qui fixent le moment de l'ontogenèse. Très nettement, par rapport à l'embryon III du stade G (fig. v), la tête est plus relevée ; le tronc s'est allongé ; la tête et le cou sont maintenant contenus plus de deux fois et demi dans la longueur du corps. En comptant provisoirement quatre myotomes post-auriculaires, jusqu'au bas du versant cervical, ainsi que nous l'avons fait pour l'embryon précédent, nous obtenons un total de 30 segments musculaires, au lieu de 29 trouvés chez S III. L'attitude est plus élancée que chez ce dernier ; la seconde fente branchiale est plus grande et mieux marquée ; le prosencéphale reste la partie proéminente de la tête. La cavité péricardique est plus ample. La cavité mandibulaire est légèrement amoindrie. La 2e fente s'est avancée, et nous voyons, en arrière d'elle, une lueur indécise qui n'est pas une 3e fente, mais qui annonce sa venue prochaine ; elle surplombe le cœur au lieu d'être reléguée, comme chez S III, en arrière du plan postérieur du péricarde (fig. xvi). Sur les photographies les fentes, comme toutes les régions transparentes de l'embryon, ont perdu de leur éclat et sont moins bien encadrées que sur la figure xix, en raison de la grande luminosité générale de la préparation. L'attache pédiculaire sur la figure xix *a* mesure d'avant en arrière 1 mm. 6 pour une longueur de 3 mm. 5, c'est-à-dire qu'elle s'étend, chez l'embryon F comme chez l'embryon S III, sur la moitié environ de la longueur totale.

Examinons maintenant les régions les plus denses, que l'inclusion dans le baume a éclaircies, et qui sont représentées sur la pl. VII et la fig. xix *bis*.

1° *Le tube nerveux* montre avec une netteté particulière l'épaisseur de ses parois et la forme de ses contours. Les parois se présentent sous l'apect de deux bandes foncées que l'on peut suivre d'un bout à l'autre de l'animal, en remarquant leurs circonvolutions antérieures,

Sur le prosencéphale, se projettent les deux vésicules oculaires ; la droite se trouve placée plus bas que la gauche, à cause d'une légère torsion, vers la gauche, de l'extrémité céphalique ventrale ; les lentilles cristalliniennes projettent deux petites lueurs arrondies. On aperçoit en avant de l'œil gauche un croissant clair, qui signale la présence de la chambre prosencéphalique. Sa paroi antérieure est sombre, sauf devant l'œil droit ; en cette place, elle devient manifestement plus claire et renflée, c'est la région du *neuropore*. Aucun canal n'y est visible ; il existe seulement une plaque épaisse, au niveau de laquelle l'ectoderme n'est pas encore différencié et qui montre en son centre, tant du côté externe qu'interne, un approfondissement localisé. Au-dessus des yeux, le sillon de séparation des deux premières vésicules cérébrales est profond, de sorte que le pli,

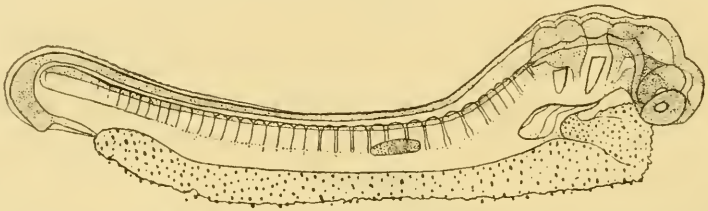


FIG. XIX *bis*, Figure reproduisant les principaux traits d'organisation de l'embryon F, représentés sur les photographies de la Pl. VII, et concernant les neuromères cérébraux, le bourgeon caudal, les myotomes métotiques, le pronéphros.

de chaque côté duquel se formeront plus tard, l'épiphyse en avant, la commissure postérieure en arrière, est déjà bien marqué ; il l'est bien davantage que ne le montre la coupe médiane d'un *Acanthias* de 7-8 mm. et de 50 protovertèbres, donnée par KUPFFER (**1905**, p. 72, fig. 86). Le même auteur ne figure du reste sur un *Acanthias* de 4 mm. de long et de 30 protovertèbres (p. 69, fig. 83), c'est-à-dire de même stade que l'embryon de *Scylliorhinus* actuellement décrit, aucun indice de division de l'archencéphale.

Le mésencéphale présente une lumière très nette ; sa limite postérieure dorsale est bien indiquée par un sillon rhombo-mésencéphalique plus net encore que chez l'embryon S III ; aucune division neuromérique n'est visible sur son parcours.

Le rhombencéphale, au contraire, montre dans sa partie antérieure, une série de dilatations ampullaires très nettes qu'il importe de définir. Les lignes sinueuses représentent sans aucun doute la partie dorsale et la partie ventrale du tube, car la torsion légère de l'extrémité prosencéphalique vers la gauche se limite à la partie descendante de la tête. Le

toit et le plancher nerveux sont figurés par un trait sombre, car ils interceptent la lumière sur toute l'épaisseur du cerveau, tandis que les parois latérales sont relativement plus claires, parce qu'elles sont examinées de face et que leur projection se fait dans la direction de la cavité centrale ; mais ces parois même présentent en leur milieu une tache plus foncée, qui indique une augmentation latérale d'épaisseur et de densité. Nous trouvons 4 vésicules rhombomériques, dont la longueur va en diminuant d'avant en arrière. La première commence au niveau de l'échancrure dorsale superficielle qui limite en arrière le mésencéphale. L'ectoderme qui était appliqué jusque-là à la paroi nerveuse mésencéphalique s'en détache, au-dessus du toit rhombencéphalique, et suit son chemin à distance des ondulations sous-jacentes du cerveau. Très nettement les origines postérieures du trijumeau se font au niveau du premier neuromère visible, sur toute sa longueur ; la compacité des tissus est plus grande sur la paroi inférieure du cerveau qu'au niveau de ses parois latérales, ce qui peut signifier qu'un épaississement placodique est déjà constitué. On voit aussi un voile sombre monter jusqu'à la crête nerveuse, siège de l'origine ganglionnaire de la Ve paire ; ce voile obscurcit la région du 1er neuromère, mais il dépasse, en avant, le pli rhombo-mésencéphalique et coiffe le tiers supérieur du mésencéphale ; il marque l'origine ganglionnaire antérieure ou *thalamique* de la Ve paire, à l'extrémité la plus avancée de la crête neurale. La portion thalamique est loin de couvrir à ce stade tout le mésencéphale, jusqu'à l'œil, comme il est indiqué chez *Acanthias* (Neumayer, **1906**, p. 589), mais il est possible d'affirmer la présence du nerf ophtalmique profond, (racine nerveuse du premier segment de Van Wyhe [**1882**]), qui se montre sous l'aspect d'un trait foncé se dirigeant au-dessus de l'œil. En arrière de celui-ci, les deux traînées sombres des nerfs maxillaire supérieur et mandibulaire s'aperçoivent à cheval sur la cavité mandibulaire.

On ne trouve, à la limite antérieure du neuromère trigéminal, aucune trace d'un autre neuromère, ni sous l'apparence d'une dilatation spéciale, ni sous forme d'un épaississement quelconque. En arrière de lui une seconde dilatation s'aperçoit au-dessus de la première poche branchiale ; elle n'est obscurcie par aucune expansion nerveuse.

Nous arrivons maintenant à un large massif tout à fait sombre, où néanmoins se distinguent deux neuromères ; le premier appartient sans conteste au facial, car le long de sa paroi ventrale se détache un ruban, très foncé, qui descend en diminuant de largeur dans l'arc hyoidien jusqu'à

mi-hauteur de celui-ci. Le deuxième se trouve au-dessus de la 2e poche branchiale. Est-il acoustique, ou appartient-il au glosso-pharyngien ? telle est la question. Sans l'aide des coupes, on ne peut se prononcer avec certitude ; cependant nous avons des éléments intéressants d'information. L'examen de la préparation, sous diverses incidences de lumière, prouve que le placode auditif est situé, comme chez l'embryon précédent (fig. XVII), entre les deux neuromères signalés. Le bord postérieur du massif sombre a une direction très nette ; il part de la limite postérieure du dernier neuromère en haut, s'en éloigne et se dirige, en arrière de la 2e fente, à l'entrée de l'arc premier branchial ; cette partie postérieure représente donc, de manière indubitable, l'origine ganglionnaire du glosso-pharyngien. Le bord inférieur du massif nous montre, d'autre part, trois échelons : l'antérieur le plus bas, correspond au facial ; le postérieur le plus haut, correspond à la IXe paire ; le moyen appartient au placode de l'acoustique. Nous n'avons donc que deux neuromères pour trois nerfs. Si l'on se base sur le seul aspect topographique révélé actuellement par l'examen externe, on a tendance à considérer le dernier neuromère comme acoustique; car la IXe paire déborde nettement ce neuromère en arrière, tandis que le placode acoustique lui correspond plus directement. Mais si l'on suit l'évolution des neuromères depuis le stade G, on voit le renflement postérieur de la IXe paire commencer avant que le placode ait quitté la région du facial (fig. III) et l'on pense que l'acoustique vient s'interposer secondairement entre les VII et IXe paires. Il paraît donc légitime de penser que la VIIIe paire n'est encore représentée que par sa plaque ectodermique, et n'a point de neuromère particulier.

Derrière le 4e neuromère, les parois dorsale et ventrale du tube nerveux ne sont plus sinueuses ; la lumière qu'elles encadrent diminue progressivement de diamètre, jusqu'au niveau de la partie postérieure du tronc ; cependant elle est encore large et presque cylindrique sur tout le parcours de la région métotique. C'est la région postérieure du tronc qui a la lumière la plus étroite, sauf à sa terminaison, où le tube s'élargit et forme une cavité un peu plus spacieuse.

2° *Le bourgeon caudal* permet d'apercevoir le canal neurentérique dont la courbe, très régulière, présente un long détroit en arrière de la chorde. La chorde elle-même a l'aspect d'une baguette rigide, mais la paroi médullaire ventrale qui la surmonte présente, à sa terminaison, un épaississement qui cause le relèvement dorsal de la lumière du tube nerveux avant sa jonction au canal neurentérique. Celui-ci débouche dans

un intestin post-pédiculaire très ample, dont la cavité se développe en avant par la descente graduelle de sa paroi postérieure vers l'ectoderme. Ces détails, déjà bien visibles sur les photographies, sont d'une plus grande netteté encore sur la préparation elle-même. On y voit la paroi endodermique inférieure en continuité directe avec la paroi abdominale de la zone pédiculaire ; les quelques sinuosités que montre la photographie N° 1 ne sont qu'un cas particulier ; elles sont presque effacées sur la photographie N° 2 ; la préparation prouve qu'en aucune partie de son trajet l'endoderme ne forme une papillle avec l'ectoderme.

Cependant, au-dessous de la masse cellulaire commune du bourgeon terminal, qui constitue le centre de croissance où vont s'élaborer les tissus de la queue, on aperçoit une saillie, dont le sommet interrompt la partie ventrale du limbe. *Cette saillie représente l'ébauche de la papille cloacale encore incluse dans le bourgeon terminal.* Le fait de cette origine, qui peut être seulement soupçonné, grâce aux constatations actuelles, se trouve confirmé par les observations ultérieures, faites au cours du stade I, qui montrent l'avancée graduelle de la proéminence signalée et sa transformation progressive en papille, puis en poche cloacale. *La queue n'est donc pas constituée au stade H* et le segment post-pédiculaire représente alors uniquement la région postérieure du tronc.

3° *Les myotomes de la région métotique* (*ou occipitale*) *montrent des indices non douteux de division* ; leur multiplication semble en rapport avec l'allongement du cou. Nous avions déjà noté, sur l'embryon S III, que le côté gauche de la rampe cervicale, vu par transparence, présentait dans ses deux myotomes inférieurs les ébauches foncées d'une subdivision en deux ou même en trois parties, et que le côté droit de cette rampe montrait aussi les indices d'une division du 4e segment postauriculaire (fig. XIV). Nous arrivons ici à nous convaincre de la présence de 7 somites, dans la partie cervicale ascendante. Qu'il y ait multiplication des segments musculaires, cela ressort avec évidence de l'examen des quatre photographies de l'embryon F. D'abord nous apercevons que, par rapport à l'embryon S III (fig. XVI), la région cervicale de F est plus longue ; prenons, en effet, comme point de repère, l'angle qui sépare la partie horizontale du tronc de sa partie ascendante, chez les deux embryons, et comptons comme dernier myotome de la rampe celui qui est antérieur à cet angle; c'est le plus volumineux des segments qui remontent vers l'oreille ; nous voyons chez S III qu'il est contenu quatre fois dans l'espace situé entre l'angle dorsal du tronc et le placode acoustique, tandis

que chez F nous trouvons, dans le même intervalle, la place de 5 somites semblables au dernier de la série cervicale. Nous constatons la présence de ces 5 somites, dont le premier est difficile à délimiter. De plus nous distinguons principalement dans la photographie N° 5, que les segments N° 3 et 4, qui précèdent le dernier, offrent une division en deux parties et, si nous examinons les autres photographies, nous retrouvons les mêmes traces de division. Au lieu de 5 segments, nous pouvons donc estimer qu'il existe dans la rampe cervicale 7 somites dont 4 résultent du dédoublement des 3e et 4e segments primitifs. Nous observons que ce sont les myotomes intermédiaires aux extrêmes de la rampe qui subissent le dédoublement, tandis que les premier et dernier somites de cette région ne paraissent pas modifiés. Le résultat de cette multiplication est de reculer le numéro du premier myotome horizontal placé en arrière de la région cervicale ascendante : il se classe dès lors comme *8e somite postauriculaire.*

Au point de vue de la constitution définitive de la région occipitale et du mode de formation de la tête, ces faits de dédoublement précoce ont une grande importance ; ils permettent d'expliquer l'augmentation de nombre des somites occipitaux, sans imaginer comme l'a fait Braus (1899), un glissement en avant des somites postérieurs. L'examen externe nous permettra plus tard d'observer, jusqu'à la fin du stade K, c'est-à-dire jusqu'à l'apparition du membre antérieur, l'évolution anatomique des somites intercalés ; parallèlement à celle-ci, nous suivrons l'allongement du cou, la diminution de l'ensellure dorsale, l'agrandissement de la cavité péricardique, le recul du bord pédiculaire antérieur, la formation du membre antérieur.

Les travaux précédents (Braus, 1899) ont montré, que chez *Scylliorhinus*, la limite entre la tête et le tronc se produisait entre les 7e et 8e somites métotiques. *L'angle qui, dès la fin du stade H, marque le fond de l'ensellure dorsale, fixe donc approximativement la limite postérieure de la région occipitale.* L'un des principaux résultats auquel nous aboutissons, par la constatation précoce des dédoublements dans les myotomes occipitaux, est de montrer que les modifications de la région métotique ne retentissent pas sur le tronc. Les premiers segments de celui-ci ont une position stable ; les transformations de la région occipitale se produisent sans leur participation.

Van Wyhe (1889, p. 473), qui n'a pas soupçonné l'intercalation subséquente des myotomes occipitaux, a déterminé avec exactitude leur nombre, au milieu du stade H de Balfour, avant leur multiplication. Il compte,

en effet, derrière l'oreille, comme chez l'embryon F, cinq somites céphaliques; les trois postérieurs sont bien délimités, tandis que les deux antérieurs ne seront que plus tard mieux circonscrits. En les ajoutant aux quatre somites préauriculaires, qu'il a d'autre part signalés, il reconnaît à l'ensemble de la tête neuf somites. Pour lui, *le* 10e *est le premier du tronc*. D'après lui, sur un embryon inclus *in toto* dans l'huile de cèdre, ce 10e somite correspond au 4e myotome nettement visible à cette époque derrière l'oreille; car, par l'examen externe, les deux premiers somites métotiques ne sont pas visibles par ce procédé : « Die drei vordersten, wohlbegrenzten Somite gehören also dem Kopfe an (vgl. V. Vyhe, p. 46, **1882**) und erst das vierte ist das vorderste Rumpfsomit ». Nous devons, pour la clarté de l'exposé, anticiper sur les événements et dire comment l'auteur a établi que ce 10e somite était le premier du tronc. Ce somite doit sa qualification à la présence à son niveau, au stade K, du premier nerf spinal, distinct du vague, ayant une racine dorsale et une racine ventrale (**1882**, p. 17). Mais ce point de repère a été reconnu erroné dans la suite ; en effet, Van Wyhe ne suivit pas assez loin le développement du crâne pour remarquer l'incorporation à celui-ci (Furbringer, **1897**) des premiers nerfs spinaux, dits spino-occipitaux. Braus (**1899**), étudiant à la fois les myotomes et les nerfs de la région métotique, montra (p. 440) l'erreur de Van Vyhe et établit que la tête des Scyllidés comprenait dans la région postauriculaire 7 somites au lieu de 5. C'est donc grâce à des circonstances fortuites que Van Wyhe est arrivé à situer, au stade H, la limite du tronc au point même où nous la plaçons, en nous fondant sur les travaux des auteurs qui l'ont suivi, et en montrant que l'aspect extérieur permet d'apercevoir déjà à cette époque dans la rampe cervicale l'ébauche de 7 somites métotiques.

Mais plus récemment Goodrich (**1918**) reprenant l'étude de la région occipitale chez *Scylliorhinus canicula* n'y reconnaît la présence que de 4 somites. Pour lui (p. 17) : « La série des somites métaotiques est en relation régulière avec les fentes branchiales, chacun originairement placé au-dessus de chaque fente branchiale, de la 1re à la 5e, et en connexion avec l'arc branchial suivant. » Il y a donc 5 somites dans la région branchiale ; mais le dernier placé au-dessus de la 5e fente branchiale (6e fente viscérale) et en rapport avec le 5e arc branchial (6e arc viscéral) a un myotome innervé par le 1er nerf spinal ; en conséquence, il appartient au tronc.

Au sujet de l'accroissement du nombre des segments occipitaux, il est intéressant de rappeler que, pour SEVERTZOFF (1898 *a* et *b*), la formation de ces segments, à un stade plus jeune il est vrai, se poursuit, chez *Torpedo*, en deux directions, caudale et rostrale. De même, chez le Poulet, PATTERSON (1907) et HUBBARD (1908) sont d'avis que 2 somites naissent au-devant des 3 premiers somites apparus. Mais cette apparition rostrale de nouveaux somites ne doit pas être confondue avec le processus de division sur place de somites déjà formés, que semble démontrer l'examen externe de *Scylliorhinus*, au stade H. Cette multiplication est peut-être la cause des opinions diverses émises sur la constitution de la région occipitale ; ainsi, chez *Torpedo*, le nombre des segments métaotiques est de 10 pour SEVERTZOFF, de 11 pour DOHRN, de 13 pour FRORIEP et GOODRICH lui-même qui souligne ces divergences ajoute (p. 12) : « Nous croyons que ces résultats discordants sont dus à une rupture secondaire des somites en pièces qui ont été comptées comme segmentaires. »

4° *Le pronéphros.* Si l'on regarde attentivement les photographies de l'embryon F (pl. VII) on notera que toutes indiquent à l'endroit des 3e, 4e et 5e *somites du tronc*, numérotés selon la règle précédente, une *bande sombre* placée sur la ligne des « mésomères » de V. WYHE, c'est-à-dire à la hauteur des néphrotomes situés entre les plaques vertébrales ou protovertèbres et la région cœlomique abdominale. Cette bande correspond indubitablement au rudiment du pronéphros dont le foisonnement cellulaire très intense intercepte la lumière. Nous l'avons dessinée sur la figure XIX *a*; elle ne fait pas saillie à l'extérieur et c'est par l'ombre portée que nous avons pu limiter son territoire avant l'inclusion dans le baume. Rappelons que sur l'embryon S III, plus jeune, la face latérale, vue directement en transparence, ne la montrait pas mais que nous avons cependant reconnu sa présence en regardant obliquement la face dorsale ; en comptant chez lui 4 myotomes dans la rampe occipito-cervicale, il commence au 7e myotome et finit au 9e.

L'aspect continu de la bande confirme la découverte de BURLEND (1914) que l'organe *n'a pas une origine segmentale* ; il se développe tout autant dans l'intervalle des somites qu'à leur niveau.

Quel est, dans la rangée des somites, le numéro à attribuer au 1er segment pronéphrétique ? Tout dépend du nombre de myotomes comptés dans la rampe cervicale. BURLEND (p. 246) le désigne, d'après ses propres recherches sur *Scylliorhinus canicula*, comme le 7e ; il signale que les auteurs précédents ont marqué ce segment soit comme le 7e (RABL,

LAGUESSE), soit comme le 6e (RUCKERT, VAN WYHE [1]). Il ajoute que plus tard, chez un embryon I possédant 67 à 68 protovertèbres, il trouve encore le pronéphros au 7e segment. Il semble évident qu'aucun de ces savants n'a trouvé au-devant du pronéphros définitivement constitué le nombre exact des somites, ni tenu compte de leur augmentation de nombre au cours du développement. En effet, BRAUS (**1899**, p. 458) trouve déjà, chez un *Spinax niger* de 33 protovertèbres, 7 myotomes métotiques, désignés par les lettres t jusqu'à z; or, BALFOUR assigne 38 protovertèbres au stade H chez *Pristiurus*; sans faire état des dédoublements ébauchés, j'en trouve moi-même 29 à 30 au même stade, chez *Scylliorhinus*. *Il est donc possible de compter exactement les* 7 *somites occipitaux dès la fin du stade H.*

D'autre part, je suis d'accord avec VAN WYHE pour fixer au 3e myotome du tronc le début du pronéphros. *C'est donc, en réalité, au* 10e *somite après l'oreille que commence le rein primitif.* En admettant qu'à son début [2] l'organe ne puisse être définitivement placé, il convient de le situer à son rang dès que le développement plus avancé permet de dénombrer exactement tous les somites apparus.

Nous concluons donc que, chez *Scylliorhinus*, le pronéphros est situé au niveau des 10e, 11e et 12e myotomes post-auriculaires, en comptant avec BRAUS 7 somites occipitaux, c'est-à-dire au niveau des 3e, 4e et 5e myotomes du tronc, et, en adoptant la nomenclature de VAN WYHE pour les somites préotiques, nous fixerons sa place au niveau des 14e, 15e et 16e segments de l'embryon entier.

L'étude du pronéphros chez les diverses expèces de Sélaciens démontre la *stabilité remarquable de cet organe vis-à-vis des somites où il a pris naissance* ; en effet, quand il commence à dégénérer au stade K chez *Scylliorhinus* à l'époque où l'animal possède entre 68 et 70 protovertèbres (BURLEND, **1914**, p. 255), son raccourcissement s'opère d'arrière en avant. Des trois tubules qui s'étaient constitués, c'est toujours le premier, le plus largement ouvert en tout temps, au niveau du somite pronéphrotique antérieur, qui persiste et devient l'ouverture cœlomique du canal de Muller. De ces constatations découle la conclusion, fort importante au point de vue

1. RABL (1896) et BURLEND (1914) ont aperçu entre le texte et les figures de VAN WYHE une divergence le texte attribuant au premier myotome du tronc le chiffre 4 tandis que la figure 13, pl. XXI, désigne ce myotome comme le cinquième; mais le texte et la figure ne correspondent pas au même stade, le premier concerne un embryon de 27 somites et la figure représente un embryon de 48 somites, arrivé au début du stade K. Il existe à ce moment un plus grand nombre de segments occipitaux visibles que n'en a signalé V. WYHE.

2. Nous devons faire remarquer que BURLEND (p. 244) en attribuant ce début au stade H de BALFOUR; n'indique en même temps qu'une poche branchiale; c'est donc au stade G qu'il a voulu dire.

topographique, que le *segment pronéphrotique antérieur est un point de repère aussi fixe que l'oreille*, qui, comme celle-ci, peut aider à la numération des somites occipitaux, dans la période des transformations qui aboutissent à l'organisation crânienne.

5° *La position du pédicule* doit être précisée en ce qui concerne son attache antérieure ; chez l'embryon F, comme chez S III, le péricarde est dégagé, mais il reste étroit ; nous voyons le plan vertical de sa région postérieure passer en avant du 4e somite occipital dédoublé (Pl. I et fig. XIX *a* et *b*).

C. Comparaison des embryons S III et F avec les types classiques.

1° Le type de BALFOUR (1876, fig. H, pl. VIII, et p. 290, ME), est un embryon de *Pristiurus* qui montre dans l'ensemble une conformation semblable à celle des *Scylliorhinus canicula* ici décrits. Il a deux fentes branchiales non ouvertes ; mais il présente, d'autre part, un nombre beaucoup plus considérable de protovertèbres, 38 au lieu de 29 et 30. Il est vrai que l'addition des petits segments métotiques de dédoublement porte ce dernier chiffre à 32 chez notre embryon F ; mais BALFOUR ne tient pas compte, dans sa numération, des segments occipitaux, qui ne pouvaient être distingués extérieurement à son époque par les moyens techniques dont il disposait ; l'examen de sa figure H, pl. VIII, indique que le premier myotome est le 4e segment de l'embryon S III, c'est-à-dire le dernier et le seul très apparent de la rampe cervicale, et qu'il correspond au 7e segment de notre embryon F, compté en tenant compte des apparences de division myotomique, marquées sur les photographies. Si l'on veut donc attacher quelque importance au nombre total des protovertèbres, si difficile à apprécier exactement de l'extérieur, on doit admettre que l'embryon de *Pristiurus* possède, pour un développement de tête semblable, un nombre beaucoup plus grand de segments du corps. BALFOUR, en effet, figure jusqu'au bout de la chorde, c'est-à-dire plus loin que nous, le processus de division métamérique.

Dans la figure H, le corps dessine une courbe concave vers le vitellus ; l'extrémité postérieure, en particulier, se dirige vers le bas ; nos deux embryons ont, au contraire, un tronc rectiligne et l'ensellure dorsale provoquée par le relèvement de la tête les rend, dans l'ensemble, concaves en haut. Nous tenons l'attitude du type BALFOUR pour inexacte et causée probablement par une fixation isolée de l'animal, après son détachement du vitellus. Il importe, pour la bonne interprétation des mouvements, de considérer comme seule exacte l'attitude naturelle de l'embryon que nous reproduisons.

Le procédé qui consiste à fixer l'embryon après son isolement, c'est-à-dire en dehors de ses rapports naturels avec la boule vitelline, entraîne d'autres modifications visibles sur l'embryon type de BALFOUR ; le pédicule est trop ramassé, car il a, sur la figure, 17 mm. de long pour une longueur totale de 54 mm., c'est-à-dire qu'il est contenu plus de trois fois dans celle-ci ; de plus, le texte indique que le soulèvement au-dessus du vitellus a beaucoup progressé, mais nos dessins et photographies montrent au contraire, que l'embryon est encore sessile.

Le sillon buccal est moins prononcé que chez *Scylliorhinus*. La place du futur anus est, au contraire, précisée par un léger diverticule de l'intestin, que nous n'avons pas trouvé.

2° Le type de H.-E. et F. ZIEGLER (1892, p. 88, fig. 23 et fig. 24 I-V, pl. IV) est un embryon de *Torpedo*, long de 3 mm. 8, possédant *trois fentes branchiales non ouvertes* ; la 3e, courte et petite, s'est avancée déjà dans la moitié antérieure de la région sus-péricardique ; le péricarde est beaucoup plus dilaté que chez l'embryon de BALFOUR et les nôtres. L'arc mandibulaire, plus étroit, montre la cavité du même nom, très diminuée d'ampleur. La saillie du mésencéphale est très marquée et dépasse nettement en avant celle du prosencéphale, dirigée directement vers le bas. L'anus est désigné par un contact de la paroi intestinale et de l'ectoderme. Ces caractères désignent un âge plus avancé que celui marqué par l'embryon de BALFOUR. Si l'on considère surtout que BALFOUR attribuait à l'apparition des fentes une importance majeure pour le classement (p. 291), on ne peut qu'être surpris de voir cet embryon placé au stade H ; il appartient au début du stade I.

L'animal est figuré en place et son attitude sur le vitellus est correcte. Le tronc se montre rectiligne dans son ensemble ; la queue tombe légèrement, comme il advient au stade I ; l'ensemble du dos est concave vers le haut. Le pédicule, maintenu par son attache vitelline, a juste la moitié de la longueur totale, et, les parois cardio-abdominales, malgré l'âge avancé, sont encore situées au ras du vitellus.

II. — Analyse du mouvement

N° 1, Embryon II¹ (p. 323) ; N° 2, Embryon *e* (p. 324) ; N° 3, Embryon I² (p. 325) ; N° 4, Embryon *z* (fig. XX) (p. 326) ; N° 5, Embryon Vt² (p. 328) ; N° 6, Embryon Bl¹ (p. 328) ; N° 7, Embryon SBa¹ (fig. XXI-XXIII) (p. 330).

N° 1, EMBRYON II¹ (N° 4, au stade G). Œuf intact. Température : 17° C. 12 juin, 16 *heures* (24 heures environ après le début du mouvement).

L'embryon est resté très étroitement appliqué sur le vitellus ; il est légèrement incliné sur le côté droit ; le museau n'a pas plus qu'avant la liberté de se mouvoir, et la tête s'incline seulement à D et à G. On voit nettement la vague de contraction se poursuivre, en arrière, jusqu'au 13e myotome. Les mouvements, rythmés sur quatre temps, sont très réguliers et chaque combinaison est répétée un grand nombre de fois.

13 juin, 17 *heures* (49 heures après le début). L'embryon est toujours très serré contre le vitellus ; le mouvement, vermiforme, montre l'ondulation jusqu'au 1/3 postérieur du corps, c'est-à-dire jusqu'au 16e myotome environ.

N° 2, EMBRYON *e* (N° 6, au stade G). Œuf intact. Temp. : 18°-20° C.

30 juillet, 9 *heures* (46 heures après le début du mouvement). Le contact de l'extrémité céphalique avec le vitellus a cessé et l'embryon, redressé, a des mouvements faciles à analyser. Le déplacement céphalique est de 25° environ, des deux côtés ; la contraction détermine un rejet du fond de la courbure du côté opposé, comme chez tous les embryons qui ont dépassé, à cette température, la première heure du mouvement (fig. VII) ; cette courbure de contraction est de plus en plus prononcée ; elle tient vraisemblablement à l'augmentation de la puissance musculaire et à la retenue persistante des parties antérieure et postérieure du corps par le pédicule ; en effet, le lien pédiculaire reste serré en avant, malgré les sollicitations du mouvement céphalique, et, en arrière, le tronc se tient presque immobile. L'onde propagée est très nette ; elle s'étend environ jusqu'au tiers postérieur de l'embryon.

14 *h.* 30' (51 h. 30' après le début). Le mouvement est lent, sur 8 temps, en 2 secondes ; de plus, pendant plusieurs minutes, seul, le côté G fonctionne. Supposant que ces symptômes révèlent une mauvaise oxygénation, je change le milieu.

Après quelques minutes de séjour dans l'eau de mer aérée à la température de 18°, l'embryon reprend ses mouvements bilatéraux, les contractions deviennent plus fortes et le rythme s'établit sur 4 temps. Il y a toujours inclinaison du dos de la tête vers le côté contracté ; la courbure est plus large, de rayon plus grand ; sa concavité s'étend en arrière, comme chez S Ba^1 (fig. XXIII) ; l'angle de déviation de la tête est de 35° environ par rapport à la ligne médiane. Un déplacement du segment post-pédiculaire, à la fin de l'ondulation, indique que la contraction aboutit près du bord pédiculaire postérieur ; en effet, ce segment, sans mouvement propre

est entraîné de quelques degrés à la fin de chaque contraction, du même côté que la tête ; il tourne autour d'un pivot constitué par le bord du pédicule (fig. XXI, XXII).

N° 3, EMBRYON 1^2 (N° 2, au stade G). Œuf intact. Température 18°.

11 juin, 18 *heures* (7 heures après le début du mouvement). L'embryon est bien vertical. Le fond de la courbure a reculé ; il est maintenant entre le 7e et le 8e myotome. L'aspect du mouvement est celui du N° 1 à la fin du stade G (fig. VII), avec un fond de courbure porté plus loin du côté opposé de la ligne médiane ; la déviation céphalique est plus ample et la tête se déplace de 25° environ à D et à G. L'embryon bat très régulièrement sur un rythme de 4 temps ; la différence des deux rythmes latéraux est très faible, car on constate une remarquable suite d'égalisations sur le mode : 1, contr. G. ; 2, r. ; 3, contr. D. ; 4, r.

Le bord dorsal de la plaque auditive, nettement concave en dehors dans son milieu, a ses extrémités recourbées en dedans, en silhouette d'oiseau planeur, comme sur la figure XVII.

12 juin, 16 *heures* (29 heures après le début du mouvement). Les déplacements présentent une succession très régulière de combinaisons motrices, sur un rythme de 4 temps, à raison de 10 à 15 oscillations doubles par attitude (Voir tableau, fig. XV) ; dans la phase d'égalisation, on ne constate aucun arrêt du corps à la ligne médiane ; le mouvement d'aller et retour, à G ou à D, est rapide et se fait en une demi-seconde. Les révolutions ne durent en tout qu'une seconde.

Sans qu'il y ait le moindre frottement vitellin, il existe cependant une inclinaison normale de la crête céphalique dorsale vers le centre de courbure.

Le segment post-pédiculaire fait un léger mouvement du même côté que la tête, à chaque contraction; c'est la preuve d'une propagation étendue en arrière jusqu'à une faible distance du bord postérieur du pédicule. Le mouvement de l'extrémité caudale se fait avec un léger retard sur la fin du battement de la tête du même côté. Il s'agit encore pour elle d'un entraînement passif.

En déplaçant le vitellus dans la coque, on provoque de fréquents changements des combinaisons motrices, dues à des inversions dans la vitesse relative de chaque rythme. On détermine ainsi un fonctionnement plus vif, et quelques troubles rythmiques, mis en évidence par des changements imprévus dans la relation chronologique des mouvements.

L'embryon, maintenant couché sur un côté, présente son autre côté à l'observateur, qui peut apprécier sur lui la vague contractile, à un grossissement de 20 fois. Les premiers myotomes de la rampe cervicale, en se contractant, *commencent l'ondulation* ; celle-ci n'a qu'un effet médiocre sur l'embryon, fixé très court au vitellus dans la région moyenne ; cependant on la suit jusque vers le 15e myotome, c'est-à-dire le 1/3 postérieur du corps ; on note aussi le volume et le resserrement successif des segments dont l'aspect est brillant, blanchâtre ; on voit, au même instant, courir le long du tronc la concavité légère de la courbe de contraction.

On ne peut compter à travers la coque toutes les protovertèbres. On arrive à en dénombrer cinq sur la rampe cervicale, qui vont en décroissant de hauteur vers l'avant, mais elles ne sont pas très distinctes ; au contraire, les premiers myotomes de la région horizontale du tronc sont très apparents ; la numération redevient indécise pour les derniers du corps. L'embryon est à la fin du stade H ; il n'a que deux fentes branchiales, mais à un très fort éclairage, on devine une légère lueur en arrière de la seconde, sans caractère précis.

N° 4. EMBRYON *z*, fig. XX. (Voir fig. II, Anatomie du stade G, le même embryon, 6 heures avant le mouvement). Œuf intact. Température : 18° C.

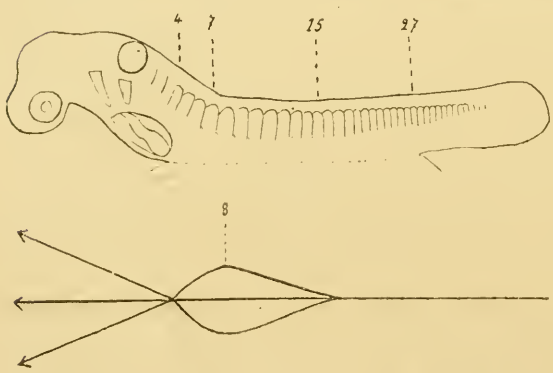


FIG. XX. Embryon vivant *z* (N° 4, Physiologie du stade H) déjà figuré 6 heures avant l'apparition de la motilité (N° II, Anatomie du stade G, fig. II). Face latérale gauche vue à travers la coque, 48 heures environ environ après le début du mouvement, à la température de 18°. Diagramme des contractions chez un embryon à partie postérieure du tronc immobile, serrée contre le vitellus. Les chiffres désignent le rang des myotomes et leur place.

14 juillet, 16 *heures* (48 heures environ après le début de la motilité). L'embryon est à la fin du stade H. Légèrement renversé sur le côté D, il découvre le côté G (fig. XX) qui présente deux fentes branchiales, la première plus nette et plus grande que la seconde. Il a encore changé de place dans la coque et s'est rendu tout à fait au centre, c'est-à-dire au pôle dorsal du gâteau vitellin. Il est retenu serré contre le vitellus par un pédicule très court. La pente cervicale est longue et montre un plus grand nombre de segments qu'on n'en voyait à

travers la coque sur les embryons précédents, particulièrement chez le N° 3, plus jeune (29 heures de mouvement); en effet, le 7e myotome visible (fig. XX) est à l'angle que fait la partie cervicale ascendante avec la région horizontale du tronc. Les myotomes les plus larges sont les 6e, 7e, 8e, 9e, 10e, 11e, 12e; les 6e, 5e, 4e, sont très distincts, les 3e, 2e, 1er, plus flous, mais encore reconnaissables au moment des pauses. On compte en tout 38 métamères, ce qui indique la fin du stade H. Le 15e est au delà de la moitié du corps, à l'union des 3/5 antérieurs et des 2/5 postérieurs ; le segment post-pédiculaire s'allonge.

Les mouvements se font sur un rythme de quatre temps, très régulier, d'une durée de 2 secondes environ. Quand le balancement est égal, les temps 1 et 3 représentent le maximum des déviations G et D, tandis que les temps 2 et 4 marquent les retours passifs de la tête à la ligne médiane. Le cycle des combinaisons motrices (fig. XIV-XV), parcouru très régulièrement, est facile à suivre, comme chez tous les embryons élevés en milieu constant. Le bord antérieur du pédicule est encore placé au-dessous du 5e myotome. Le fond de la courbure, qui représente la partie du territoire contractile la plus mobile et la plus puissante, se trouve au niveau des 7e, 8e, 9e, myotomes ; le 8e forme la région culminante de la convexité portée de l'autre côté de la ligne médiane.

Le diagramme, annexé à la figure XX, montre schématiquement, à une vue dorsale, et avec un peu d'exagération pour la courbure centrale, le déplacement de l'axe longitudinal de chaque côté de la ligne médiane. Le bord antérieur du pédicule est le pivot autour duquel la tête oscille ; les premiers myotomes jusqu'au 7e semblent agir directement sur elle, en la tirant sur le côté et en arrière ; mais c'est au delà du bord antérieur du pédicule que se produit la courbure la plus prononcée, dans la région des 7e, 8e, 9e myotomes, ces segments montrent par leur contraction que, sans l'attache vitelline, ils pourraient communiquer à la tête un déplacement presque double de celui qu'elle exécute. L'onde se propage jusqu'au 15e métamère. L'embryon étant très serré contre le vitellus, la rentrée à la ligne médiane, de la partie postérieure de la courbe, est rapide ; cependant cette partie se rapporte à un cercle de plus grand rayon que l'antérieure. Les trois derniers myotomes, de 13 à 15, déplacent bien peu la crête dorsale visible, et l'on ne voit, en arrière, aucun entraînement mécanique de la région postérieure du tronc et de la queue. L'embryon exécute donc un type réduit de mouvement, à tête libre, mais retenue par le pédicule, et à segment postérieur complètement immobilisé,

N° 5, EMBRYON V^{12} (N° 9, au stade G). Œuf intact. Température : 18° C.

2 août, 11 *h.* 30 (26 h. 30 après le début du mouvement). L'embryon, en grandissant, acquiert un déplacement plus ample ; la courbe sus-pédiculaire s'arrête cependant à mi-corps et la partie postérieure du tronc est encore immobile. Les combinaisons motrices se déroulent régulièrement sur un rythme de 4 temps, en 2 secondes, c'est-à-dire 1/2 seconde par temps ; ce qui est un mode relativement lent à la température de 18° C.

N° 6, EMBRYON Bl^2. Œuf intact. Température : 19-20° C.

12 août, 9 *heures* (25 heures environ après le début du mouvement). L'estimation du début du mouvement est faite indirectement d'après l'embryon *d* (N° 7, stade G), dont la figure I représente l'aspect 22 heures avant l'apparition de la motilité ; un dessin fait de Bl^2 le 10 août, à 12 heures, montre un état semblable à celui de la figure I, avec une proéminence plus accusée de l'archencéphale et une fermeture plus complète de la gouttière médullaire dans la région acoustique.

Actuellement, la courbe de contraction dépasse la moitié du corps au-dessus du pédicule et déjà le reste du tronc est mobilisé légèrement du même côté que la tête. La déviation céphalique est de 25° environ.

Les mouvements sont lents pour la température à laquelle l'animal est soumis ; les révolutions ont 2 secondes de durée comme celles de V^{12}. Le rythme est de 6 temps ; le balancement, égal, s'inscrit : 1, G ; 2, retour ; 3, pause ; 4, D ; 5, r ; 6, p. Les boiteries accentuées s'inscrivent : 1, G ; 2, D ; 3, r ; 4, 5, 6, p. Les conditions d'aération de l'eau pouvant être mauvaises je transporte l'embryon dans de l'eau de mer battue et filtrée, à la même température.

11 *h.* 30 ; mais après 2 heures d'immersion dans ce nouveau milieu, l'embryon a conservé le même rythme sur 6 temps, il a acquis de plus une remarquable uniformité de durée des deux révolutions latérales, avec un retard très léger de D, ce qui détermine la série des combinaisons décrites chez le N° 10, stade G (fig. XIV et XV) ; chacune des quatre attitudes décrites, DG, D-G, GD, G et D, se reproduit une quinzaine de fois avant de faire place à la suivante. La période de conjonction montre nettement, avec la neutralisation des déplacements latéraux, une élévation de la tête accompagnée d'une ensellure dorsale accusée (cabrement).

La périodicité très semblable des deux rythmes qui permet de suivre

pas à pas le chevauchement des contractions met en relief un trouble particulier qui se produit au moment où, dans son retard, D empiète sur G, en conjonction partielle, pour aboutir à la conjonction totale. Au moment où va se produire la coïncidence complète des contractions, G recule, par une inversion brusque, vers la combinaison antécédente DG. Suivons les événements d'un peu plus près et examinons les temps de pause. La pause est déjà longue quand, en attitude de boiterie, G succède immédiatement à D ; elle prend 3 temps sur 6 et dure 1 seconde, mais à mesure que D empiète sur G, elle devient plus longue, et, pendant la rencontre complète D-G, les temps des contractions se confondant et le retour du mouvement d'élévation de la tête cabrée étant fini plus tôt, par rapport au retour du déplacement latéral habituel, l'immobilité de la pause augmente et dure 4 à 5 fois le temps du mouvement. Ce phénomène d'allongement de la pause est tout à fait normal; il reste en effet dans les limites d'une révolution régulière. Le trouble rythmique marqué par l'hésitation du passage de G devant D, est constitué par la *reprise de l'attitude antérieure DG*, avec une diminution nouvelle de la pause. Mais ensuite le retard de D sur G recommence ; faible et progressif, il aboutit encore à la conjonction partielle. Cependant celle-ci s'efface de nouveau par un recul soudain à la précédente combinaison DG. Au troisième essai, G passe enfin devant D assez brusquement, après avoir franchi rapidement la série des attitudes de rencontre.

12 *heures* (28 heures après le début de la motilité). Par suite de l'examen prolongé sous la lampe électrique, la température du milieu est portée à 20°5 ; les mouvements sont plus vifs, les révolutions passent à 4 temps, et la différence dans la durée des deux rythmes devient plus accentuée ; D, dont le retard est plus grand, brûle les étapes de ses combinaisons avec G, au point que les 4 attitudes caractéristiques ne sont plus toujours présentes; la conjonction en particulier se fait rare et, de plus, le passage de G devant D, par l'intermédiaire de la phase de rencontre, ne montre aucune hésitation.

19 *heures* (35 heures après le début du mouvement). Dans un milieu nouveau, bien aéré, à 18°, le rythme est revenu à 6 temps et les déplacements sont semblables à ce qu'ils étaient à 11 heures 1/2. En redressant la coque, on manœuvre le vitellus et on parvient à coucher l'embryon sur le côté D ; il ne présente plus alors qu'un déplacement latéral G qui s'exécute de façon absolument régulière, sans aucun arrêt, sur le mode :

1, G ; 2, r ; 3, 4, 5, 6, p. Pendant 15 minutes d'observation, dans ces conditions, aucun changement ne se produit. Le déplacement à D est annihilé par un obstacle mécanique ; la contraction myotomique existe sans doute, bien que son effet ne soit pas visible ; cependant la preuve directe de son existence ne peut être donnée.

N° 7. EMBRYON SBa^1, fig. XXI, XXII et XXIII (N° 10, au stade G). Œuf intact, Température 12° C, puis variable.

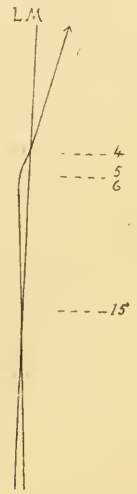


FIG. XXI. Embryon vivant SBa^1 (N° 7, Physiologie du stade H). Diagramme de la contraction D, 7 heures après le début de la motilité, à la température de 12° ; les chiffres désignent le rang et la place des myotomes ; L. M., ligne médiane.

6 décembre, 16 *heures* (7 heures après le début du mouvement). Température 12°. Le mouvement dévie la tête de 7 à 8° (fig. XXI), sur un rythme de 8 temps. Le pli de flexion, placé entre le 5e et le 6e segments, se trouve rejeté de l'autre côté de la ligne médiane. Le pivot autour duquel oscille le segment céphalique est situé au niveau du 4e segment. Comme pour l'embryon N° 4 (fig. XX), d'un âge plus avancé, l'axe de la tête ne suit pas complètement la direction de la partie antérieure de la courbe et s'écarte moins de la ligne médiane ; l'obstacle pédiculaire modère l'abduction céphalique.

Sous le microscope, on constate encore que la région postérieure de la courbe fait partie d'un cercle plus grand que l'antérieure et ne retrouve la ligne médiane que vers le 1/3 postérieur du corps. Sur son trajet on remarque que seuls les 6 segments antérieurs se contractent (de 6 à 12), et encore les 3 derniers myotomes n'ont-ils qu'un resserrement bien léger. En arrière d'eux, la partie postérieure de la courbe est presque rectiligne et on n'y décèle aucune propagation de l'onde ; elle bouge *passivement*. En examinant le 1/3 postérieur du corps, on le voit aussi animé d'un très petit déplacement de va-et-vient à peine perceptible, mais réel et constant, qui s'effectue du même côté que la déviation céphalique et se trouve légèrement en retard sur celle-ci, comme chez les embryons n°s 2, 3, 6.

7 décembre, 10 *heures* (25 heures après le début). Température 11° C. Le rythme des mouvements est de 12 temps, sur 5 secondes environ ; il est absolument constant et régulier ; la contraction G met, comme au stade G, un intervalle un peu moins long à revenir que la D ; la différence entre les deux rythmes est cependant faible et chaque combinai-

son se reproduit 15 à 20 fois. Nous avons cotruit un tableau résumé de leur succession (fig. XXII). Nous avons supposé dans ce tableau que la différence des rythmes était égale à un temps de la révolution D (12 temps); le cycle n'est ainsi composé que de 11 attitudes G, tandis qu'en réalité, il en comprenait 80 environ. A l'inverse du tableau de la figure XV, nous avons immobilisé ici la contraction ralentie D, et fait avancer la contraction G ; elle avance d'une case à chacune de ses reproductions. La lecture des combinaisons se fait du coin supérieur droit à l'angle inférieur gauche ; les temps de chaque révolution se comptent de gauche à droite de 1 vers 12. La première contraction s'exécute à D et le double mouvement est d'abord un DG, en haut du tableau ; nous notons trois boiteries, à claudication de plus en plus vive, avant la conjonction partielle D-G; puis vient la rencontre complète et ensuite la conjonction partielle inversée, G-D. La boiterie GD s'installe alors. En continuant d'avancer, G s'éloigne de plus en plus de D ; le mouvement arrive,

La suite des combinaisons motrices	Les 12 temps des révolutions D											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1								D	→	→	→	G
2								D	→	→	G	
3								D	→	G		
4								D–G				
5								DG				
6							G–D					
7						G	→	D				
8					G	→	→	D				
9				G	→	→	→	D				
10			G	- - -	- - -	- - -	- - -	D	- -	- - -	- - -	- - -
11	- - -	G	- - -	- - -	- - -	- - -	- - -	D	- -	- - -	- - -	- - -
12	G	- - -	- - -	- - -	- - -	- - -	- - -	Da	→	→	→	G
13								Da	→	→	G	
14								Da	→	G		
15								Da–G				

FIG. XXII. Embryon vivant SBa' (N° 7, Physiologie du stade H) 25 heures après le début du mouvement. Tableau de succession des combinaisons motrices, dans lequel G qui avance de haut en bas et de droite à gauche se reproduit après 11 temps, tandis que D revient après 12 temps. Le G pointillé de la case 12 est le même que celui de la case 1 (en ligne horizontale) puisque la révolution de G ne dure que 11 temps ; c'est le moment où il abandonne la série des D, avec lesquels il vient de s'associer, pour se combiner avec les renouvellements D précédents ; ceux-ci ont été simplement désignés comme D*a*, sur la ligne des D, afin de marquer sur le même tableau la suite des combinaisons.

au bout de trois claudications G D, à une égalisation approchée, qui se transforme bientôt en balancement égal (case 11). A la case 12, G s'est avancé suffisamment près du *renouvellement précédent* de la contraction D pour se combiner avec lui. En effet, nous avons dit que la révolution G n'est que de 11 temps ; le G pointillé de la case 12 est le même que le G de la case I qui a commencé le cycle ; mais, dans son avance, il s'accorde cette fois avec le renouvellement antérieur de D. On a ramené celui-ci, sur la figure, à l'alignement des D précédents, en le désignant par la lettre *a* pour ne pas élargir inutilement le tableau. La contraction G a gagné, pendant le cycle des combinaisons motrices, le temps d'une révolution D.

10 *h.* 15. Sous l'influence d'un échauffement graduel et rapide provoqué par une lampe d'examen, employée sans interposition d'une cuve d'eau, la température monte en 10 minutes de 11 à 18° et des modifications soudaines se produisent qui dénotent un véritable bouleversement de l'activité musculaire. On voit d'abord trois contractions se suivre, D, G, D, puis la contraction D se renouvelle deux fois de suite, sans contraction G intermédiaire, sur un rythme de 4 temps : 1, D ; 2, r ; 3 et 4, p. ; le mouvement reparaît ensuite en boiterie GD. Le trio des contractions D, G, D, se reproduit une deuxième fois, sans qu'il y ait entre elles le temps d'un retour passif ; il est encore suivi de la répétition isolée du mouvement D, puis, de la boiterie G D ; le groupe des phénomènes reparaît de nouveau une troisième fois.

En dépit de cet affolement des rythmes on retrouve donc encore une certaine périodicité dans le retour des mêmes attitudes ; cette constatation prouve que les modifications introduites dans le fonctionnement de chaque bande musculaire par un brusque changement de température sont *particulières à chacune d'elles* ; elles révèlent un mode spécial et indépendant de leurs réactions.

10 *h.* 30. Température 16° C. Après éloignement de la source de chaleur, la phase d'affolement va en s'apaisant ; elle dure environ 10 minutes. La succession des deux contractions redevient régulière sur un rythme de 6 temps environ ; mais la différence entre les rythmes latéraux s'est accrue ; G va toujours de l'avant, mais beaucoup plus vite. On enregistre, par exemple, sur les 12 attitudes précédentes des révolutions D (fig. XXII) celles qui correspondent à la case 6, puis à la case 2, puis successivement aux cases 9, 5, 1, 8, 4, etc. Si l'on n'avait pas observé d'abord la série totale et progressive des combinaisons, on serait

bien empêché de comprendre maintenant leur ordre de succession.

10 *h.* 35. Température 16° C. Eau de mer nouvelle. La période troublée a cessé ; le rythme est d'environ 8 temps pour D, de 7 temps 1/2 pour G, comme il était à l'apparition du mouvement (fig. XIV-XV). Il faut remarquer que le même rythme se produisait hier à une température de 12°. Nous observons donc, après une phase d'affolement, en même temps qu'une régulation des rythmes, une *réelle diminution d'activité.*

10 *h.* 50. Depuis 10 minutes on a rapproché la lampe électrique et la température est remontée progressivement de 16° jusqu'à 20° ; la rapidité du rythme s'est accrue pour chaque bande musculaire ; on compte des révolutions de 6 temps, effectuées en 1 seconde 1/2 environ. Il n'y a pas seulement diminution de la pause, mais augmentation de vitesse dans l'exécution des mouvements, de sorte que les 6 temps actuels sont de durée bien inférieure à la moitié des 12 temps qui formaient la cadence des révolutions, il y a seulement 1 heure, à la température de 11°. On constate quelques troubles du rythme ; le sens des combinaisons a changé ; c'est maintenant le mouvement D qui se reproduit le plus vite.

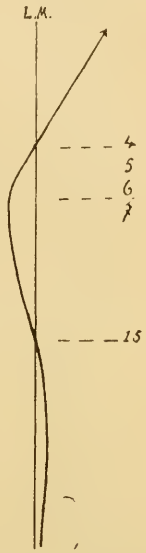


FIG. XXIII. Embryon vivant SBa^1 (N° 7, Physiologie du stade H) 26 heures environ après le début de la motilité. Diagramme de la flexion maximale D. Les chiffres indiquent la place des myotomes correspondants. L. M., ligne médiane.

Attitude de flexion maximale (fig. XXIII). La déviation céphalique est de 25° environ. Le pli de flexion, plus arrondi, se produit à un métamère en arrière de l'endroit où il existait le 6 décembre, à 16 heures (fig. XX), entre le 6e et le 7e segment. La courbe de contraction est devenue plus profonde et plus ample, la tête ne suit pas tout à fait la direction de la courbe antérieure, mais est moins retenue que chez le N° 4 (fig. XX). C'est toujours vers le 15e métamère post-otique, c'est-à-dire à peu près à l'union du tiers moyen et du tiers postérieur du corps que la courbe du corps recoupe, en arrière, la ligne médiane de repos ; mais tous les segments, jusqu'au 15e, paraissent maintenant en activité. Le tiers postérieur du corps est davantage entraîné du côté contracté, mais il l'est encore d'une manière passive, à la fin de l'ondulation. Il est possible que le bord postérieur du pédicule, qui semble le pivot de rotation de ce segment, réfrène en même temps son déplacement. Du fait de l'incurvation du tiers moyen, l'extrémité postérieure remonte légèrement en avant à chaque contraction.

8 décembre, 9 *heures* (48 heures après le début). Température 10° C. Remarquable régularité du mouvement, sur le mode primitif des combinaisons motrices des tableaux XV et XXII, c'est-à-dire avec mouvement G un peu plus rapide que le D ; le premier revient après 9 temps, tandis que le D se répète après 10 temps.

Après 5 minutes d'examen sous la lampe, la température monte de un degré (à 11°) et le rythme est un peu plus court sur 8 et 9 temps.

Après 10 minutes, le thermomètre indique 12° ; les révolutions sont encore un peu plus brèves sur 7 et 8 temps environ. Nous constatons donc que, malgré les bouleversements du rythme provoqués hier à 10 h. 15 et à 10 h. 50 par les montées rapides de 11 à 18° et de 16 à 20°, l'embryon présente aujourd'hui, à 12°, un rythme sensiblement égal à celui du 6 décembre, pour le même milieu ; les changements même rapides de température, entre 10 et 20°, sont donc beaucoup moins nocifs que les montées au-dessus de 20°.

Attitude de flexion maximale. L'angle de déviation de la tête est de 30°. Le déplacement D est plus grand que le G ; celui-ci est toujours de renouvellement un peu plus rapide. Peut-être y a-t-il un rapport entre la durée de la révolution et l'ampleur du mouvement ? le déplacement un peu plus intense à D s'accompagne, en effet, d'un rythme un peu plus lent. Le maximum de la courbe sus-pédiculaire, est maintenant au niveau du 7e segment.

9 *h.* 20. Après 20 minutes d'examen à la lampe, sans interposition d'une cuve réfrigérante, l'élévation rapide de la température, à 19°, provoque encore une période d'affolement. La rapidité du rythme est de 4 temps, parfois de 6, autant qu'on peut l'affirmer ; car il existe beaucoup d'irrégularités ; ainsi, les contractions G se répètent en plus grand nombre que les contractions D et le plus ordinairement en nombre double ; on compte : 1, G ; 2, r ; 3, G ; 4, r ; 5, D ; 6, r ; ou 1, G ; 2, r ; 3, G ; 4, D ; 5, r ; 6, p ; en réalité, avec la répétition de G au 3e temps, il s'agit d'un rythme de 4 temps, qui parfois, mais rarement, s'exécute en balancement égal : 1, G ; 2, r ; 3, D ; 4, r ; car D, plus irrégulier que G, manque de se produire au moment attendu.

9 *h.* 30. La lampe éloignée, le thermomètre marquant depuis 5 minutes 18° 5 environ, on constate, malgré cette température élevée, et parce qu'elle se maintient quelque temps, une *régularisation tout à fait remarquable des deux rythmes.* De plus, le déplacement G prend plus d'ampleur et devient égal au mouvement D.

Les rythmes sont de 6 temps ; on compte 49 *battements doubles GD* (1, G ; 2, r ; 3, D ; 4, r ; 5 et 6, p) qui durent chacun deux secondes. Les révolutions sont relativement longues pour la température du milieu où elles s'accomplissent ; peut-être l'activité musculaire subit-elle le contrecoup du bouleversement précédent ?

La symétrie presque parfaite des deux rythmes latéraux fait que pendant longtemps, près d'une minute, on ne peut percevoir aucun changement dans l'attitude G D ; enfin G prend un peu d'avance, et s'éloignant graduellement de D, égalise le balancement. On compte 40 *balancements égaux* G et D. La pause augmente ensuite après le mouvement G et diminue par conséquent de plus en plus entre lui et le renouvellement précédent de la contraction D, dont il se rapproche et avec laquelle il se combine bientôt en un mouvement D G ; celui-ci se reproduit 40 fois. Au delà, la rencontre des deux mouvements s'établit progressivement en D-G puis en G-D ; on assiste d'abord à l'empiètement de G sur D pendant 20 rythmes consécutifs, mais la phase de neutralisation complète, qui suit, est plus courte qu'on n'aurait pensé et comprend seulement 2 ou 3 attitudes. Pendant l'opposition des contractions, le mouvement de relèvement céphalique et d'approfondissement dorsal s'exécute avec une grande netteté et il n'est plus possible, comme au stade G, de confondre cette phase avec un arrêt des contractions ; le cabrement remplace les abductions neutralisées. Le rythme est visiblement continu ; le mouvement, à des yeux non prévenus, paraît seulement différent et transformé. Après la période de conjonction totale, G prend les devants, en conjonction partielle, G-D ; celle-ci dure encore une vingtaine de battements, puis un nouveau cycle de combinaisons commence en G D.

9 *h.* 40. A l'occasion de la rencontre des contractions et pour une nouvelle hausse de température de un degré et demi, qui aboutit à la température nocive de 20°, on assiste à la reprise des mouvements désordonnés. Comme à 9 h. 20, mais, contrairement à ce qui se passait hier à 10 h. 15, au moment de la première élévation de température, c'est le mouvement G qui est le plus actif ; sa contraction se reproduit deux et trois fois pendant la durée d'une révolution D ; celle-ci, bien que devenue un peu plus courte (1 seconde et demie), se renouvelle d'une façon presque régulière. On ne peut, dans ce nouveau bouleversement, discerner un ordonnancement précis ; mais les deux bandes musculaires réagissent encore chacune suivant un mode particulier, qui souligne leur indépendance mutuelle.

Après plusieurs cycles d'attitudes déréglées, pendant lesquelles G bat deux ou trois fois plus vite que D, on reconnaît la formation d'une conjonction complète caractérisée par le relèvement céphalique. Son avénement est fortuit mais normal ; elle est intéressante comme point de repère précis au delà duquel nous pouvons apprécier avec exactitude la relation des mouvements latéraux. C'est la combinaison DG qui lui succède ; en suivant le cycle sur les tableaux (fig. XV et XXII), nous constatons une *inversion de vitesse* entre les rythmes ; c'est maintenant le mouvement G qui retarde sur le D ; peut-être la fatigue de l'excitation désordonnée précédente est-elle la cause de son ralentissement actuel ? Cependant la suite inversée DG, D et G, GD, G-D ne dure que quelques minutes ; elle s'efface bientôt devant la série qui est normale pour l'embryon depuis le début de la motilité : GD, G et D, DG, D-G.

10 *heures*. Température 18°. Nous assistons à « *une phase critique* » de la conjonction, semblable à celle que nous avons observée chez le N° 6, le 12 août, à 11 h. 30'. Au moment où l'on pense que la neutralisation des mouvements va s'établir, l'attitude revient en D G. La différence actuelle entre les rythmes est extrêmement faible et chaque combinaison se reproduit généralement 25 à 30 fois. L'inversion du rythme, qui ramène la boiterie précédente, se répète trois fois ; chaque fois, elle est brusque ; à sa suite, G s'achemine de nouveau progressivement vers D. A la troisième reprise, la conjonction complète est obtenue ; elle n'est totale qu'une fois; après elle, D passe définitivement derrière G, en G D. Le rythme est de 6 temps et dure 2 secondes environ. La « phase critique » du chevauchement des contractions étant franchie, la durée des deux rythmes s'affirme plus égale encore qu'auparavant, car le balancement en G D se reproduit maintenant 40 fois, comme à 9 h. 30.

12 *heures*. La température est montée très lentement à 20°. Le type de chaque combinaison ne se reproduit plus que 15 fois environ, mais le rythme est toujours de 6 temps, en 1 seconde 1/2. En suivant le sens du chevauchement, on observe que, de GD, l'attitude passe régulièrement en G et D, mais au lieu de continuer son avance (Voir tableau figure XXII) pour rejoindre en DG le D précédent, G recule vers le D, qu'il avait tendance à quitter et, reprenant avec lui son mouvement de claudication GD, il revient à la conjonction G-D, laquelle s'exécute cette fois sans nouvelle arythmie ; la boiterie DG s'installe ensuite et l'on voit survenir toutes les combinaisons marquées sur le tableau de la figure XXII, en en faisant la lecture de bas en haut au lieu de le lire de haut en bas. U e

inversion dans la durée relative des deux rythmes s'est produite ; la révolution G, auparavant plus courte, est devenue plus longue que la D.

12 *h.* 30. Température 20°. On assiste à la reproduction de plusieurs inversions qui se produisent dans les deux sens, presque toujours à l'occasion du passage en conjonction, mais aussi en dehors de lui.

Grâce à la connaissance des modifications qui se produisent dans la vitesse des deux rythmes, on arrive à comprendre maintenant comment se produisent toutes les sautes d'attitude qui, avant l'étude attentive des phénomènes, pouvaient paraître le résultat d'une simple fantaisie. *Il s'agit soit d'une différence accusée et persistante dans la durée des deux révolutions musculaires latérales* (7 décembre, 10 h. 30), *soit d'un changement inopiné dans la durée presque égale des révolutions en cours.*

L'inversion dénote un changement dans le fonctionnement du muscle, mais la persistance du cycle inversé montre qu'elle correspond à une modification durable des échanges et de l'activité musculaire.

II. — Vue d'ensemble

I. Anatomie.

L'examen des embryons *in toto* par différentes méthodes (fig. XVI à XX et pl. VII) permet de voir et de préciser beaucoup de caractères morphologiques, non seulement de la surface externe, mais aussi d'organes internes tels que le système nerveux, l'appareil digestif, les myotomes, le cœur, le pronéphros, etc.

Les trois vésicules cérébrales sont nettement délimitées. Le rhombencéphale présente une suite de 4 neuromères, très apparents en lumière transmise sur les photographies de l'embryon F (pl. VII). Ce sont, d'avant en arrière, les neuromères trigéminal, intermédiaire, facial, glosso-pharyngien. Le placode acoustique, qui a émigré du neuromère facial vers le renflement de la IXe paire, ne paraît correspondre encore à aucun neuromère déterminé. L'absence de racine nerveuse, au niveau du neuromère intermédiaire aux Ve et VIIe paires, se constate aisément. Le premier neuromère trochléaire, ou cérébelleux, n'est pas encore constitué ; cependant l'aspect de la languette antérieure médiane du rhombencéphale, sur la figure XVII, et l'étirement du détroit situé entre les deux vésicules cérébrales moyenne et postérieure, indiquent déjà la place

réservée à son développement ultérieur. Le pneumogastrique ne présente pas encore de condensation nerveuse visible.

La plaque auditive a reculé ; son bord dorsal, concave en dehors, suit maintenant la courbe du sillon situé entre les deux derniers neuromères, contre lesquels elle est appliquée ; on n'observe pas encore au centre de la plaque auditive de dépression manifeste. Sur les photographies de la face latérale D, chez l'embryon F, le bord inférieur de la plaque se dessine entre la traînée antérieure du nerf facial, plus longue et plus foncée, et l'origine du glosso-pharyngien, moins étendue en hauteur, de sorte que, d'avant en arrière, le massif des VIIe, VIIIe et IXe nerfs présente une diminution d'opacité et une montée graduelle de son bord inférieur.

La position relative de la 2e fente branchiale et plus tard de la 3e, à leur naissance et pendant leur accroissement, révèle *qu'elles se forment dans la région postérieure sus-péricardique* et s'avancent ensuite de plus en plus à mesure qu'elles se développent. La région cardiaque grandit de son côté vers l'arrière.

La comparaison des figures v et xix est très suggestive ; elle souligne les changements de l'aspect général, survenus du stade G au stade H. La région occipitale a augmenté de longueur ; en effet, l'attache antérieure du pédicule a reculé avec la paroi postérieure du péricarde ; l'angle dorsal qui marque la limite de la tête et du tronc ne se trouve plus au milieu de la longueur de l'animal, comme au stade G (fig. v); il est maintenant situé presque à l'union du 1/3 antérieur et du 1/3 moyen du corps. La tête est plus relevée et sa face inférieure, devenue concave, montre en bas et en avant la saillie très accusée du prosencéphale. Le territoire métotique, autrefois compris dans la région pédiculaire (fig. v), est maintenant dégagé du pédicule dans sa moitié antérieure.

Si la plaque auditive forme un excellent point de repère pour la mise en place des premiers myotomes occipitaux, *le pronéphros, absolument fixe dans sa partie antérieure, en forme un second,* très précieux, qui permet de marquer la limite du tronc, et de reconnaître ainsi les changements qui s'effectuent dans le nombre des myotomes de la région occipitale.

Le pronéphros, non segmentaire, ainsi que l'a montré Burlend, reste l'apanage des 3e, 4e et 5e segments du tronc. Il est visible sous forme d'une traînée foncée sur les photographies de l'embryon F (pl. VII).

L'examen en lumière transmise des myotomes moyens de cette

région montre leur *division* (pl. VII). L'augmentation du nombre des segments occipitaux se produit donc sur place et non par adjonction de myotomes postérieurs. Les modifications de la région métotique ne retentissent pas sur le tronc.

Dès la fin du stade H, il est possible de compter exactement du dehors les 7 somites occipitaux; ils constituent, chez *Scylliorhinus canicula*, la rampe cervicale. *La limite de la tête et du tronc coïncide, dès le stade H, avec l'angle d'union de la partie ascendante antérieure et de la région moyenne horizontale du corps.*

Il n'existe, au stade H, *aucune ouverture de la cavité endodermique.* L'orifice postérieur que l'on pouvait considérer, au stade G, comme le reste du blastopore, a disparu; et l'on ne voit encore *aucune indication d'une descente de l'endoderme au contact de l'ectoderme, constituant la papille dite anale, ou mieux cloacale. Mais l'ébauche du cloaque est visible à la partie ventrale du bourgeon terminal, sous l'aspect d'une légère saillie, qui interrompt le liseré limbique.*

II. Physiologie

A. Phénomènes généraux de l'activité musculaire.

Les propriétés fondamentales du muscle sont les mêmes qu'au stade G, où leur définitition a été donnée. Nous avons poursuivi leur étude au stade H en examinant particulièrement les modalités qui surviennent dans un milieu légèrement instable. Les modifications sont de nature expérimentale, car les milieux naturels d'élevage sont presque constants; mais nous avons obtenu de cet examen des renseignements fort utiles sur le comportement du muscle.

1° *Le rythme*

A. Influence de la température (p. 339). — I. L'augmentation de l'activité jusqu'à 20° (p. 339). — II. La température critique de 20° (p. 340). — III. L'affolement : 1° L'effet des températures élevées entre 20° et 23° (p. 341) ; 2° La montée rapide de la température entre 10° et 20° (p. 341). — IV. La cessation du mouvement à 23° et au-dessus (p. 341). — V. L'égalisation éventuelle des rythmes aux températures élevées mais inférieures à 20° (p. 342). — VI. La fatigue ; la part des antécédents dans la vitesse du rythme à une température donnée (p. 342).

B. Influence des excitations mécaniques consécutives à un déplacement dans la coque (p. 344).

C. L'inversion passagère des rythmes au passage de la conjonction (p. 344).

A. *Influence de la température.*

I. *L'augmentation de l'activité jusqu'à* 20°. L'influence de la chaleur est toujours considérable : ainsi le rythme, chez le N° 7, est de 12 temps à 11°, de 8 temps à 12°, de 6 et de 4 temps à 18° et 20°. Chez le N° 6 il

est aussi de 6 temps à 18° et de 4 temps à 20°. Les N°s 3, 4, 5 battent à 4 temps à 18°. La durée réelle peut varier chez divers embryons pour une même température ; ainsi à 18°, la révolution du N° 3 dure 1 seconde, celle des N°s 4, 5, 6, 7 (8 décembre, 10 heures), 2 secondes. Mais ce ne sont point seulement des embryons différents qui ont une durée de période rythmée variable aux mêmes températures ; le même embryon peut ne pas reproduire le même rythme, quand on le replace dans un milieu identique, à des moments différents du stade H ; il importe de tenir compte des incidents survenus entre deux examens (Voir § VI, p. 342).

Une augmentation lente de la chaleur, de quelques degrés, à une température déjà élevée, comme de 18° à 20°, peut ne provoquer aucune perturbation durable. Ainsi le N° 6, qui passe (à 12 heures) de 18 à 20°, renouvelle ses contractions sur 4 temps, au lieu de 6, et l'on remarque à ce moment que la différence de vitesse entre les rythmes latéraux s'est accrue ; mais à 19 heures, l'embryon, revenu à 18°, reprend son rythme de 6 temps. Cependant c'est seulement autour de la température habituelle d'élévage dans le milieu naturel que des écarts lents et légers déterminent, sans dommage ultérieur, une accélération des battements ; l'effet des élévations graduelles de la chaleur, les 7 et 8 décembre, sur le N° 7 (SBa^1) le prouve.

II. *La température critique de* 20°. Elle est le point limite auquel on voit apparaître les premiers troubles rythmiques. Quelque lente que soit la montée de la chaleur à son niveau (N° 7, le 7 décembre, 12 heures), et même si la température de 20° reste constante, on constate des inversions dans la vitesse relative des rythmes latéraux. Nous ne voyons pas, cependant, d'arythmie caractérisée, de mouvements ataxiques, d'arrêts ou de crises de répétition inattendues ; les irrégularités sont faibles ; elles ne durent qu'une fraction de temps et ne seraient probablement pas perceptibles par l'observation d'un seul rythme latéral ; mais la position réciproque des deux contractions, au moment de leur renouvellement, nous permet de les constater, surtout si nous nous servons, pour prévoir le jeu normal des combinaisons dans un sens déterminé, des tableaux de marche donnée aux figures XV et XXII. Le changement brusque d'une combinaison dont on suit l'évolution graduelle, le manque d'une combinaison prévue par le tableau, indiquent une variation des processus musculaires ; la suite des attitudes montre si la modification est instable ou persistante.

Il suffit d'une montée de quelques degrés, quand la température est

déjà haute, pour déterminer des troubles ; ainsi le N° 7, le 8 décembre, à 9 h. 40, après une phase de régulation remarquable à 18°5, est affolé par une montée de la chaleur à 20°, c'est-à-dire pour une simple élévation de 1°5.

III. *L'affolement* : 1° *L'effet des températures élevées, entre* 20 *et* 23°. Au-dessus de 20°, les mouvements se précipitent ; les périodes très écourtées deviennent irrégulières, les déplacements, plus vite renouvelés, diminuent d'ampleur ; entre 22 et 23°, il n'y a plus aucun rythme reconnaissable ; à 23°, souvent le mouvement s'arrête. Nous avons vu un exemple de cet affolement des contractions au stade G (N° 3).

2° *La montée rapide de la température entre* 10 *et* 20°.

On provoque encore l'affolement du rythme, *par un rapide changement de température, dans les limites où celle-ci permet un fonctionnement régulier*, c'est-à-dire entre 10 et 20°. Ainsi, chez le N° 7, une première crise d'affolement a été obtenue par une hausse, en 15 minutes, de 11 à 18° (7 décembre, 10 h. 15) et, le lendemain, un second dérèglement fut provoqué, après retour intermédiaire à la normale, par une montée de chaleur de 10° à 19° en 20 minutes (8 décembre, 9 h. 20). Dans ces cas, les différences de température ont été respectivement de 7° et de 9°, la gradation de montée a été régulière et l'élévation rapide, mais *sans brusquerie*. Il est probable que plus le changement est soudain, plus l'effet de désordre est violent et vite obtenu. Lorsque le milieu est redevenu constant, à une température élevée supérieure à la normale, 16° par exemple, et qu'une régulation de l'arythmie précédente est intervenue, il suffit d'une nouvelle hausse de 4° seulement pour déterminer un nouveau dérèglement ; mais, malgré la hauteur de la température, la dénivellation étant moindre, les désordres sont aussi plus limités. Par exemple, le 7 décembre à 10 *h.* 50, le N° 7 présente cette élévation de 4° en 10 minutes ; elle ne provoque, avec un accroissement notable de l'activité, qu'une inversion dans la durée respective des rythmes, entraînant une succession inverse des combinaisons motrices.

IV. *La cessation du mouvement à* 23° *et au-dessus*. Nous avons noté déjà que porté à 23° l'embryon perd toute activité et cesse ses mouvements (N° 3, au stade G) ; transporté dans un milieu neuf et moins chaud, à 15°, il ne reprend ses contractions qu'au bout de 3 minutes. Ces phénomènes sont communs à tous les embryons. Cependant le jeu de trop élever la température, influant sur l'activité ultérieure et pou-

vant fausser l'observation subséquente du mouvement normal, doit être soigneusement évité, si l'on veut conserver les embryons en bon état.

V. *L'égalisation presque complète des deux rythmes aux températures élevées, inférieures à* 20°. Il arrive souvent qu'à une température élevée, devenue constante les révolutions, de courte durée, se régularisent de façon remarquable et très rapidement, après une période d'affolement. Chaque combinaison motrice peut se répéter 40 fois par exemple, avant de céder la place à la suivante. Cette uniformisation des rythmes survient chez le N° 7, le 8 décembre, à 9 h. 20, à quelques minutes d'une crise d'affolement provoquée par la montée de la température de 11° à 19° en 20 minutes et pour une stabilisation de la température à un demi-degré seulement (18°5) au-dessous du maximum atteint. Il est vrai qu'à ces hautes températures, qui excitent beaucoup l'activité musculaire, la moindre variation de milieu est une cause d'agitation désordonnée ; ainsi à 9 h. 40, le même N° 7 est affolé de nouveau par une simple élévation d'un degré et demi, de 18°5 à 20°.

En résumé, l'influence de la température varie suivant le mode de son application. On remarque : 1° *l'augmentation simple de l'activité* musculaire, déterminée par une élévation graduelle de quelques degrés, à condition qu'elle se produise entre 10 et 20° ; il est possible qu'une élévation plus étendue puisse ne provoquer qu'un accroissement régulier de vitesse et d'intensité, si *elle est extrêmement lente* ; 2° *l'excitation désordonnée de la fonction, l'affolement*, produit soit par de hautes températures entre 20 et 23°, soit par l'élévation rapide du degré thermique, entre 10 et 20°. La température de 20° est le point critique qui marque, en l'absence de variation, la frontière entre la périodicité rythmique et l'arythmie ; 3° *la cessation d'activité*, à 23° environ ; le mouvement peut reprendre, à condition que ce degré de température ne soit pas longtemps maintenu.

VI. *La fatigue; la part des antécédents dans la vitesse du rythme à une température donnée.* Nous avons vu, au stade G, que les mauvaises conditions d'élevage et particulièrement une montée anormale de la température, avant l'apparition du mouvement, avaient leur répercussion sur le comportement des embryons. Nous pouvons, au stade H, pousser plus loin l'analyse des influences nocives qui s'exercent sur le fonctionnement musculaire. Nous observons que l'excitation prolongée d'une chaleur, voisine de 20°, est suivie d'une dépression, dont la durée

varie suivant le degré d'accélération antérieure du mouvement et le temps pendant lequel elle a été maintenue. Si l'affolement a été provoqué par un changement brusque de température, ou par une élévation entre 20 et 23°, le retentissement des troubles peut avoir une certaine durée. Ainsi, le rythme du N° 7 (S Ba^1) est de 8 temps le 7 décembre, à 10 h. 35, à une température de 16°, et l'on remarque qu'il était déjà de 8 temps, à 12°, le jour précédent. La raison de ce changement d'excitabilité se trouve dans les événements qui se sont passés le 7 décembre, vingt minutes avant l'observation, et qui consistent en un affolement des contractions sous la montée rapide de la chaleur, entre 11° et 18°. Le même embryon a subi, le 7 décembre, d'autres élévations transitoires de température à 20° ; mais ces modifications passagères de milieu ne furent pas assez nocives pour laisser sur lui une empreinte durable et le lendemain 8 décembre, après 22 h. de température constante et basse (10° environ), il présentait de nouveau, à 9 heures, un rythme de 8 temps pour une température de 12°. Ce même jour, à 9 h. 30, après avoir subi une nouvelle montée brusque de température, il montrait encore une diminution d'activité, car la régularisation de ses battements, à 18°5, se faisait à une vitesse de 6 temps, au lieu que le renouvellement des contractions se produisait à 4 temps, pour la même température, avant le dérèglement.

Il existe donc un maximum de vitesse que les mouvements ne peuvent dépasser, sans qu'une dépression consécutive survienne, et il n'est pas nécessaire qu'un affolement ait été provoqué pour que celle-ci devienne apparente. Les contractions très accélérées dans leur reproduction, occasionnent après elles, malgré la conservation du rythme, une diminution de l'irritabilité. Elles s'accompagnent peut-être d'une dépense excessive des matériaux d'échange et d'un encombrement passager des déchets à éliminer, qui déterminent la fatigue. La précipitation arythmique au-dessus de 20°, provoque un épuisement rapide et des désordres qui diminuent l'activité musculaire pendant le temps de leur réparation.

Mais dans les conditions normales d'une température voisine de 14°, on ne remarque jamais de fatigue ; le renouvellement plus ou moins rapide de la contraction est, dans ces conditions, toujours *fonction des circonstances du milieu,* et la vitesse de reproduction des battements reste toujours la même, pour la même température.

B. *Influence des excitations mécaniques de frottement provoquées par un déplacement dans la coque.*

Le N° 3 montre que les excitations mécaniques légères des tractus glaireux, consécutives à un déplacement artificiel dans la coque, déterminent une vivacité plus grande des mouvements, une durée plus courte des révolutions et quelques troubles légers du rythme. Cette influence du frottement est différente de celle de l'obstacle ; le premier est excitant, le second ne fait que s'opposer au déplacement, sans le stimuler.

C. *L'inversion passagère des rythmes au moment de la conjonction.*

Quand la différence entre les deux rythmes est grande et qu'en conséquence le chevauchement des mouvements est rapide et le cycle des combinaisons réduit à quelques attitudes, on ne remarque aucune influence d'un battement sur l'autre ; si, par hasard, une conjonction a lieu, elle ne modifie pas l'allure de chaque rythme particulier. Mais quand les révolutions sont de durée si semblable que chaque combinaison du cycle se répète longtemps, 40 fois par exemple, avec une progression très lente d'un mouvement sur l'autre, alors, à la phase de conjonction, l'opposition prolongée des contractions, qui va en s'affirmant, cesse parfois brusquement par suite d'un recul soudain et imprévu de la contraction la plus rapide, et la boiterie antécédente reprend ; à partir de celle-ci, le double mouvement s'achemine de nouveau vers la conjonction ; mais le battement, qui devance l'autre, peut encore rebrousser chemin plusieurs fois avant de parvenir à la conjonction complète ; quand il y est parvenu, il ne revient généralement plus en arrière.

Nous avons constaté ce phénomène sur le N° 6 et sur le N° 7. Il existait, chez le premier, quand chaque combinaison motrice se répétait 15 fois, à 18°, sur un rythme de 6 temps et à 2 secondes environ d'intervalle; mais à 20°, quand les mouvements étaient encore plus vifs et le chevauchement plus rapide, il avait disparu. Chez le second, nous le trouvons le 8 décembre à 10 heures, à 18° C, pour une répétition de chaque attitude portée à 30 fois, sur un rythme de 6 temps et 2 secondes de durée.

Les circonstances dans lesquelles apparaît cette hésitation dans le chevauchement des contractions peuvent éclairer son déterminisme : 1° la température est élevée (18°) et, en conséquence, *l'irritabilité musculaire est portée à son maximum* ; 2° les rythmes sont de durée presque

égale ; les contractions s'opposent longuement et progressivement ; 3° La durée des révolutions est longue (2 secondes), relativement à la température élevée ; et elle peut être mesurée sur 6 temps ; les mouvements, relativement lents, révèlent un fonctionnement moins franc, une allure moins décidée que d'habitude, pour le milieu donné. Nous renvoyons au chapitre V, traitant de *l'irritabilité*, la discussion des causes possibles de cette inversion rythmique, en période de conjonction.

2° *L'amplitude semblable des déplacements libres de même sens, à un moment déterminé du développement.*

L'intensité des contractions libres se montre *toujours égale, dans les mêmes conditions de milieu, pour un même côté;* mais d'un côté à l'autre elle peut différer. Nous voyons, chez le N° 7, un exemple d'une différence dans la valeur du déplacement des deux côtés ; la contraction D (8 décembre, 9 heures) dévie la tête un peu plus que la contraction G ; celle-ci paraît à la fois plus courte et plus rapide, de sorte qu'on est en droit de se demander s'il n'y aurait pas une relation entre son intensité et sa durée. Cette différence révèle en tout cas un état du fonctionnement dissemblable dans les deux chaînes myotomiques et montre que celles-ci possèdent chacune leur activité propre. Cette activité peut, du reste, varier suivant le moment de la croissance, et l'influence spéciale des circonstances ; c'est ainsi que chez le même embryon N° 7, après une phase de dérèglement causée par une montée rapide de la température, les deux mouvements deviennent d'égale ampleur (8 décembre, 9 h. 30).

3° *La propagation de l'onde.*

Elle existe chez tous, mais se voit mieux chez certains. Le N° 3, couché sur le vitellus après un déplacement forcé dans la coque, la présente très nettement et le N° 1, à tête fixée dans une encoche vitelline, la laisse apparaître mieux encore, comme une sorte de mouvement de reptation.

La vague de contraction s'étend, à la fin du stade, jusqu'au 15e myotome environ. Il faut distinguer, dans le déplacement de la partie postérieure du corps, ce qui appartient à l'entraînement passif, de ce qui est le résultat de la contraction elle-même ; il n'est possible d'affirmer celle-ci que par l'inspection des myotomes, à fort grossissement.

Mais l'aspect général du déplacement fournit sur le mode de la propagation des données nouvelles ; il révèle le *recul du lieu de la première contraction* et montre que la propagation marche, à partir de lui, *en*

deux sens différents, vers l'avant et vers l'arrière (Voir plus loin : Conditions actuelles du mouvement, p. 351).

4° *L'autonomie de chaque bande myotomique.*

Toutes les observations concordent à montrer que chaque bande musculaire a ses réactions propres. Sans doute, les myotomes correspondants se développent d'une façon symétrique, de chaque côté, et se contractent à peu près de la même manière; cependant, *il n'y a jamais égalisation de durée entre les révolutions normales des contractions opposées.*

L'inversion dans le jeu des combinaisons motrices, qui révèle une modification dans la vitesse relative des rythmes, ne doit pas être considérée en soi comme un phénomène dépendant toujours des circonstances extérieures; elle peut se présenter dans un milieu qui paraît constant et témoigner d'un fonctionnement indépendant des deux bandes musculaires; seule, *sa répétition fréquente* signifie un désordre fonctionnel. Il suffit, en effet, d'une différence si petite dans le temps des révolutions pour déterminer une variation dans les combinaisons prévues, qu'on ne peut s'étonner de voir parfois le cycle inversé, en l'absence d'une cause extérieure apparente; et puisque les deux fonctionnements musculaires, ne se montrent pas reliés l'un à l'autre par une force régulatrice il serait au contraire surprenant de voir les mouvements se produire toujours de manière régulièrement alternante, ou encore l'un toujours plus tôt que l'autre; car, si les muscles dépendent des conditions générales du milieu, l'équilibre de leurs manifestations correspond aussi à des conditions locales, dérivées de leur structure particulière, et leurs réactions propres ne peuvent avoir un synchronisme parfait. Avec la gamme des températures nous pouvons augmenter et troubler l'activité musculaire générale, mais notre intervention se borne à une action globale d'excitation et nous ne saurions prévoir les réponses *particulières de chaque muscle*; nous ne pouvons absolument pas dire si la bande G ou D réagira, à une température trop élevée ou variable, par un arrêt prématuré, par une crise de répétitions irrégulières, ou même par un simple accroissement d'activité rythmique.

Les réactions de chaque bande musculaire aux conditions anormales sont différentes et imprévisibles; cependant, une fois déclanchées, elles présentent une allure propre assez caractéristique. Jusque dans l'arythmie, on observe un ordonnancement évident dans le retour des phéno-

mènes, par lequel chaque muscle manifeste son autonomie. On trouvera chez le N° 7, 7 décembre, à 10 h. 15, et le 8 décembre, à 9 h. 20 et à 9 h. 40, des exemples de cette spécialisation unilatérale des désordres fonctionnels.

5° *L'irritabilité.*

I. Les influences thermiques et mécaniques (p. 347).
II. Le déterminisme des inversions passagères dans la vitesse des deux rythmes à la phase de conjonction (p. 347). — A. Hypothèse de l'influence réciproque des mouvements (p. 347). — B. Hypothèse de l'asphyxie (p. 348. — C. L'existence d'inégalités légères dans le jeu des rythmes, décelées seulement au temps de la conjonction (p. 348).
III. Influence d'un milieu carboné et d'un milieu oxygéné (p. 350).

Sans vouloir aborder ici dans son ensemble la question de l'irritabilité, nous signalerons les réactions du muscle aux facteurs éventuels de variation qui se sont présentés au cours de l'élevage et de l'examen des œufs.

I. *Les influences thermiques et mécaniques.* Nous avons déjà suffisamment insisté, à propos du rythme, sur l'influence de la température, et sur celle du frottement de l'embryon par les tractus glaireux dans le voyage à travers la coque ; nous n'y reviendrons pas.

II. *Le déterminisme des inversions passagères dans la vitesse des deux rythmes, à la phase de conjonction. A. Hypothèse de l'influence réciproque des mouvements.* Les phénomènes d'inversion passagère qui, dans l'étude du rythme, ont déjà attiré notre attention, semblent, *a priori*, pouvoir être considérés comme le résultat d'excitations mécaniques ; mais il est difficile d'apprécier exactement le rôle de celles-ci. Nous voyons sans doute les contractions s'opposer au moment de la « conjonction » et nous constatons parfois un retour en arrière dans la marche des chevauchements ; mais nous manquons d'éléments pour décider si c'est la contraction la plus vite renouvelée qui allonge sa révolution ou si c'est la contraction inverse, plus tardive, qui raccourcit la sienne ; nous ne savons pas non plus pourquoi le heurt de la rencontre n'est pas toujours effectif dans les conditions de chevauchement lent qui sembleraient devoir provoquer à tout coup l'hésitation du passage (N° 7, 8 décembre, 9 h. 30), ni pourquoi, si l'excitation mécanique est seule en jeu, il ne se produit d'inversion que lorsque l'opposition est près d'être complète. C'est le lieu de distinguer l'ébranlement général, qui résulte du va-et-vient très rapide de deux contractions opposées, immédiatement consécutives, de la contrainte progressive qui aboutit à l'annihilation du déplacement et transforme l'effort dynamique en effort

statique. Quelle est l'influence de ces deux conditions ? Là est peut-être le nœud du problème.

Le retour à une attitude antérieure dans le cycle des combinaisons est *brusque*; il ressemble à un saut en arrière; il se fait en une fois et il peut se renouveler plusieurs fois. Cependant mes notes d'enregistrement montrent que, somme toute, le temps total de la conjonction depuis la fin de la boiterie qui la précède, jusqu'au commencement de la boiterie qui la suit, n'est souvent, malgré ces reculs successifs d'attitude, *pas plus long* que le temps total de chacune des trois autres combinaisons qui font, au même titre, partie du cycle (fig. XV et XXII); après plusieurs tentatives infructueuses de passage, suivies de retour en arrière, le nouvel acheminement vers la conjonction complète se produit plus vite, plus délibérément qu'auparavant, et le passage au delà se fait d'un seul coup, sans stationnement à la phase de complète neutralisation.

B. *Hypothèse de l'asphyxie.* L'immobilisation est défavorable aux échanges respiratoires. Si nous partons de ce point de vue, les inversions passagères observées pendant les périodes prolongées de « conjonction », peuvent apparaître comme une manière de conserver, dans les cas d'égalisation presque parfaite des rythmes, la mobilité indispensable à l'oxygénation des tissus; en effet, *une opposition durable des mouvements, telle qu'elle résulterait d'un synchronisme parfait des deux contractions latérales ne serait elle pas néfaste à l'organisme?* Dans cette hypothèse, l'inversion des rythmes qui provoque la reprise soudaine d'un balancement, traduirait le désordre causé par la pénurie des échanges. Le fait que ce dégagement ne se produit que dans le cas d'oppositions réitérées des mouvements, et après un certain nombre de conjonctions partielles, semble appuyer cette conception. L'analyse critique de certaines conditions de milieu lui est aussi favorable ; ainsi la température élevée, où nous avons vu se produire les inversions, diminue la quantité d'oxygène dissous dans l'eau et peut hâter l'asphyxie ; la lenteur anormale des révolutions augmente les chances de celle-ci en prolongeant l'immobilisation. Nous verrons plus loin la valeur de cette hypothèse.

C. *L'existence d'inégalités fondamentales légères dans le jeu des rythmes.* Nous aboutissons à une solution plus simple du problème en supposant que les petites inégalités, notées au moment de la conjonction, *existent tout autant dans les autres parties du cycle, mais passent inaperçues, faute de point de repère assez exact pour les mesurer.* La conjonction complète

constitue en effet un terme de passage très précis, qui rend apparentes les moindres irrégularités et décèle les plus légères divergences dans le renouvellement des contractions. La constatation que ces inégalités se remarquent surtout à une température élevée montre le rapport qui les lie aux influences faiblement nocives qui exaltent l'irritabilité ; lorsque celles-ci ne s'exercent pas, nous assistons à un jeu prolongé de rencontres partielles, s'acheminant graduellement vers une conjonction complète et passant au delà, sans inversion dans la durée des rythmes (N° 7, 7 décembre, 10 heures).

Nous avons noté dès le stade G, qu'on peut dépister la révolution la plus longue par l'ordre dans lequel se déroulent les doubles combinaisons motrices; nous voyons, actuellement, qu'on parvient à apprécier des inégalités encore plus petites et plus transitoires, grâce à la comparaison plus aisée des temps de chaque révolution latérale au moment où elles deviennent synchrones. La phase de conjonction complète est comme le but duquel se rapprochent, plus ou moins, les mouvements suivant leurs différences de périodicité.

Discussion. Pour préciser la part qui revient à chaque hypothèse, nous devons faire état de faits que nous ne connaîtrons qu'ultérieurement.

a) L'influence mécanique de l'ébranlement dans le conflit des mouvements est *inexistante* ; déjà nous avions remarqué que l'inversion ne se produit pas à la période la plus agitée, qui est aussi la plus précoce de la rencontre, c'est-à-dire au moment de la succession soudaine des contractions non encore neutralisées. Les expériences de « *choc de la tête* », au stade I, confirmeront que l'ébranlement n'arrête ni ne modifie, d'une manière appréciable, la contraction en cours ni les contractions suivantes. Il ne reste donc à considérer de l'opposition des contractions que l'impossibilité réciproque de tout travail effectif, de tout raccourcissement. L'annihilation du mouvement s'aggrave à mesure que le chevauchement des contractions devient plus complet ; il se peut très bien que l'immobilité, et surtout la résistance à l'effort musculaire, modifient les échanges du muscle ; nous n'avons aucune idée des phénomènes intimes de cet ordre ; mais ce n'est pas une raison pour penser que l'entrave apportée au travail effectif d'un muscle aneural, n'exerce aucune influence sur le retour de sa contraction.

b) Nous avons des arguments suffisants pour affirmer que l'asphyxie n'est pas en jeu ; en effet, après l'immobilisation prolongée qui résulte d'une

lésion opératoire, le mouvement reprend et devient bientôt presque aussi vigoureux qu'auparavant, si du moins la lésion n'a pas intéressé une trop grande partie de l'appareil musculaire. *Le brassage constant du liquide péri-embryonnaire par les mouvements, s'il favorise les échanges respiratoires, n'est donc pas une nécessité.*

c) Il est certain, d'autre part, que le point de repère très précis de la conjonction complète permet d'apprécier des différences très légères dans la durée relative des révolutions. Mais ces petites divergences se produisent-elles ? *Elles semblent réellement exister*, à la faveur des circonstances qui accompagnent le jeu des inversions compensées, instables et passagères. Ces circonstances favorables sont : la durée presque égale des révolutions de chaque bande myotomique, qui indique des réactions presque identiques, leur longueur anormale pour la température donnée, qui est un signe de fatigue, et la grande élévation de la température, qui exalte l'irritabilité musculaire.

III. *Influence d'un milieu carboné et d'un milieu oxygéné.* Nous trouvons, au N° 2, un embryon dont le mouvement s'exécutait, à 18°, d'une manière unilatérale, sur un rythme de 8 temps, en 2 secondes, c'est-à-dire très lentement ; après avoir été plongé quelques minutes dans une eau de mer aérée, à la même température, il reprit ses mouvements bilatéraux, avec une déviation céphalique plus ample et un rythme plus rapide, de 4 temps.

B. Conditions actuelles du mouvement.

1° *Le territoire de contraction.*

Il s'étend à mesure que plus de myotomes naissent à la contractilité ; on peut dire qu'au stade H, l'onde se propage jusqu'au tiers postérieur du corps, c'est-à-dire jusqu'au 15e myotome environ (Nos 4, 7). Le fond de la courbe recule et augmente de profondeur, à mesure que la propagation s'étend. Nous avons noté que le point culminant de la courbe se trouve déjà entre le 7e et le 8e myotomes, 7 heures après le début, chez le N° 3, à 18°. Il est au niveau du 8e myotome, après 48 heures de mouvement chez le N° 4, à 18° (fig. XX) ; chez le N° 7, à 12°, nous le voyons d'abord placé au septum intermédiaire entre le 5e et le 6e myotome, à 7 heures du début (fig. XXI), puis, entre le 6e et le 7e segment, à 26 heures environ du début (fig. XXI), enfin, au niveau du 7e segment, à la 48e heure du mouvement.

2° *Le recul du lieu de la première contraction.*

Les myotomes ne se contractent pas tous avec une puissance égale. Pour essayer de reconnaître, à l'aspect du mouvement, la force dont ils sont capables, nous devons apprécier très exactement les résistances que la contraction doit vaincre. Celles du pédicule sont considérables ; elles le sont surtout au niveau de son bord antérieur, ainsi que nous le verrons plus loin ; dans sa partie moyenne, elles sont moindres. Le fond de la courbe sus-pédiculaire semble désigner le myotome le plus puissant ; mais cette déduction n'est pas absolument légitime, car un autre facteur intervient, qui est la durée de la contraction. Le fond de la courbe signale, parmi les myotomes puissants, *celui qui s'est contracté en premier lieu, et à partir duquel la propagation s'effectue, en avant et en arrière du corps.* L'effort total du « myotome initiateur » et l'effort partiel des myotomes voisins, d'autant plus efficace qu'ils ont été touchés plus tôt par l'onde d'excitation, déterminent la *courbe de flexion maximale.* Le fond de celle-ci se détend dès que le relâchement du « myotome initiateur » se produit. Les points culminants des flexions, au cours de la croissance, marquent le recul du point de départ de la contraction.

3° *La figuration maximale du mouvement.*

I. *Le déplacement latéral et l'inclinaison dorsale.* La déviation latérale de la tête augmente avec les progrès du développement. A une température moyenne de 18°5, chez le N° 6, elle est de 25° par rapport à la ligne médiane de repos, 23 heures après le début des mouvements ; chez le N° 2, elle n'est encore que de 25° au bout de 46 heures, mais de 35°, à la 51e heure. Le N° 7, à une température moyenne de 12°, dévie la tête à la 7e heure du mouvement, d'un angle de 7 à 8° ; mais à la 48e heure, après des phases de grande activité provoquées par des échauffements passagers, la tête se déplace de 30°.

La courbe, dans son développement, conserve les caractères essentiels de celle qui existait à la fin du stade G (fig. VII); les figures XXI et XXIII et les descriptions faites au N° 7 indiquent suffisamment sa gradation normale. Nous signalerons quelques particularités ; la déviation de la tête est souvent inférieure à celle de la première partie de la courbe, comme on l'aperçoit pour le N° 4, sur la figure XX, et pour le N° 7, sur la figure XXI ; chez ce dernier embryon, la différence d'orientation va ensuite en s'affaiblissant (fig. XXIII).

L'inclinaison dorsale, vers le centre de courbure, persiste en même temps que la déviation latérale (N° 3).

Les deux parties de la courbe de chaque côté du fond, sont de longueur et de rayon différents ; l'antérieure est plus courte, de rayon plus petit, et passe rapidement la ligne médiane ; la postérieure s'allonge au contraire et n'atteint la ligne médiane, vers le tiers postérieur du corps, que par l'intermédiaire d'un territoire d'abord inerte, dans les premières 24 heures du mouvement, et qui devient contractile à la fin du stade.

Le tiers postérieur de l'embryon vient à la rencontre de la tête ; il se déplace d'abord très légèrement (fig. XXI), puis davantage (fig. XXIII) ; il présente parfois, à la fin du stade, une légère convexité en sens inverse de la courbe maximale de flexion, et l'on aperçoit aussi un petit mouvement d'avancée en masse du segment post-pédiculaire, provoqué par le raccourcissement, en flexion, de la région moyenne du corps. On commence à voir un déplacement latéral de ce segment à la 23e heure chez le N° 6, à la 29e heure chez le N° 3, à la 46e heure chez le N° 2 ; le N° 7 le montre beaucoup plus tôt, dès la 7e heure, mais le N° 4, à la 48e heure, n'en présente encore aucun ; ces différences tiennent à la laxité plus ou moins grande de l'attache pédiculaire.

II. *Le cabrement de la conjonction complète.* Déjà chez le N° 10 du stade G, à la 3e heure du mouvement, à 12°, quand la déviation céphalique libre ne faisait encore qu'un angle de 5 à 6°, nous avons noté le cabrement. Il est devenu très net chez tous les embryons du stade H et s'accentue avec la croissance. Voici en quoi il consiste : la tête subit un mouvement d'élévation et le tiers moyen du corps se creuse pendant le temps de la conjonction, c'est-à-dire pendant la neutralisation complète des déplacements latéraux. On ne peut donc plus parler, au stade H, comme au stade G, d'arrêt apparent des contractions ; *le cabrement est l'effet commun des deux contractions opposées.*

4° *Les conditions mécaniques du mouvement normal.*

I. *L'inclinaison dorsale* est absolument indépendante du frottement de la tête sur le vitellus (expérience du N° 3). Ses causes sont les mêmes qu'au stade G. Cependant le frottement vitellin de la région inférieure de la tête l'augmente.

II. Les notions tirées de la conformation du pédicule et du siège du mouvement dominent l'interprétation de la courbe *latérale* ; les bords

antérieur et postérieur de l'attache vitelline doivent être considérés comme des ligaments ; ils sont plus serrés que le reste du pédicule, dont la partie moyenne se relâche par suite de l'activité des myotomes. La majeure partie du territoire contractile se trouve dans cette partie moyenne, et sa contraction attire, l'une vers l'autre, les régions extrêmes du pédicule ; nous voyons la postérieure s'avancer un peu à chaque contraction vers l'antérieure, qui est la plus fixe ; entre elles, les myotomes contractés dessinent une concavité d'autant plus profonde que leur resserrement est plus puissant. Nous avons vu précédemment que le fond de la courbe désigne le myotome d'où part l'initiative de la contraction ; mais au delà des ligaments, la tête et la queue, la première en partie seulement, la seconde tout entière, sont inertes. Les ligaments antérieur et postérieur du pédicule sont les *pivots de la rotation horizontale de ces extrémités*, dont l'orientation, passive en grande partie, n'est guère modifiée que par les résistances particulières des bords de l'attache vitelline.

II. *Le cabrement* résulte de ce que les fibres musculaires sont développées en plus grand nombre au-dessus de l'axe chordal qu'au-dessous de lui et que, pendant l'opposition latérale de leur contraction, seul, le raccourcissement des fibres situées au-dessus de l'axe de la chorde, dans les deux chaînes myotomiques, peut s'exécuter, en courbant l'embryon suivant une concavité dorsale.

5° *Les variétés de mouvement et leurs causes.*

Si l'on met à part l'étendue du déplacement qui dépend de la croissance, et, pour un âge déterminé, des conditions de milieu, on peut affirmer que toutes les variétés d'aspect que présente la contraction résultent de causes mécaniques.

I. *Influence du pédicule.* Les rapports de l'embryon avec le support pédiculaire règlent la plupart d'entre elles ; l'attache est plus ou moins serrée dans l'ensemble ou suivant les régions ; il en résulte de petites différences dans la forme de la courbe. Sans entrer dans le détail des divers aspects, nous signalerons les variétés caractéristiques.

a) *Le type à partie postérieure du tronc immobile.* Le N° 4 a son attache vitelline tellement serrée qu'en dehors du territoire contracté, le tronc ne peut effectuer aucun déplacement (fig. XX) ; cependant l'embryon, qui a déjà 38 myotomes, est à la fin du stade H.

b) *Le type à tête fixée et à mouvement vermiforme.* Chez le N° 1, c'est

encore l'attache serrée du pédicule que l'on doit incriminer pour expliquer la variété du mouvement; la saillie du prosencéphale reste engagée dans la même encoche vitelline où nous la voyons immobile depuis le stade G ; ce maintien de la tête est favorable à l'étude de l'onde propagée.

II. *Influence des tractus glaireux.* Nous n'avons pas observé d'embryon naturellement renversé, ou dont l'un des mouvements soit constamment empêché par un obstacle mécanique; c'est artificiellement, par la manœuvre de la coque, qu'ayant réussi à coucher le N° 6 sur le côté D, nous avons vu le déplacement tout à fait annihilé de ce côté pendant 15 minutes. Sans aucun doute, la contraction D a continué de se produire; seul son effet paraît avoir été empêché.

Le renversement de l'embryon par le tiraillement des glaires est exceptionnel et toujours accidentel dans l'ontogenèse normale, où la suspension de la coque, par les vrilles, lui assure une position fixe. La dissolution des glaires a commencé autour de l'embryon ; pour qu'il perde la liberté de ses déplacements, il est nécessaire qu'une agitation considérable, un changement dans la suspension de l'œuf, modifie l'équilibre de celui-ci et force l'embryon à changer de position; à la profondeur où sont généralement déposés les œufs, les occasions d'un tel bouleversement, dans le milieu naturel, doivent être très rares.

6° *La durée du stade H.*

Il importe de fixer le moment où le stade se termine, aux températures d'élevage des embryons observés. Pour y parvenir, nous avons pris pour guides, *sur le vivant*, les phénomènes les plus apparents, relatifs à la croissance et au fonctionnement: 1° l'étendue de l'onde propagée; 2° le déplacement de la tête; 3° le rapport variable des trois segments du corps, délimités par la longueur de l'attache pédiculaire; 4° l'aspect de la plaquette auditive. Les renseignements anatomiques précis que nous donnons d'autre part, au début du stade I, sur des embryons observés pendant la vie, avant leur fixation, sont aussi des points de repère précieux pour fixer la fin du stade H.

1° *La propagation de l'onde.* Nous constatons, par exemple, que les embryons N°s 1, 2, 3, à trois fentes branchiales caractérisées (stade I), ont une propagation de contraction allant jusqu'au 18e myotome; nous jugeons donc que chez l'embryon N° 1 (II^1) du stade H, où l'onde se propage jusqu'au 16e myotome, c'est-à-dire jusqu'au 1/3 postérieur du

corps, le stade H touche à sa fin ; or cet embryon se trouve à *la* 49e *heure du mouvement, à* 17° *de température.* De même le N° 2 (e), à la 51e heure du mouvement, effectué à 18-20°, se contracte jusqu'au 1/3 postérieur ; le N° 4, à une température de 18°, étend sa contraction, à la 48e heure, jusqu'au 15e segment. Nous avons donc, par l'extension de l'onde propagée, des renseignements suffisamment concordants pour conclure qu'en deux jours environ, vers 18° de température, les embryons parcourent le stade H.

2° *Le déplacement céphalique*, chez le N° 2, arrive à être de 35° relativement à la ligne médiane de départ, à la 51e heure ; nous constatons d'autre part, au début du stade I, une valeur angulaire de l'abduction céphalique, de 40°.

3° *Le rapport des segments du corps* se modifie ; la tête s'allonge et la région post-pédiculaire s'accroît. Cette dernière est contenue quatre fois environ dans la longueur totale vers le milieu du stade. Quand on dit qu'à la fin du stade, la propagation parvient jusqu'au 1/3 postérieur (Nos 1 et 2), elle n'est donc pas encore au bord postérieur du pédicule.

4° *La plaquette auditive* ne montre pas encore de cuvette centrale chez le N° 3, à 29 heures du mouvement, à 18° de température. La configuration du placode en cuvette est nettement caractéristique du stade I.

L'évolution de la rampe cervicale ne peut être précisée sans la technique des coupes. Cependant nous avons saisi, chez divers embryons, et surtout chez l'embryon F (fig. XIX et Pl. VII), les indices d'une multiplication sur place des myotomes occipitaux, dont nous avons fait état dans l'étude anatomique ; elle se produit vers le milieu du stade. Nous remarquons chez le N° 4, à la 48e heure du mouvement (fig. XX), que le premier myotome horizontal du tronc est le 8e ; il a rang de troisième myotome sus-pédiculaire ; au stade I, nous le verrons devenir le premier sus-pédiculaire.

Ces caractères sont contemporains de la présence sur la face latérale de deux poches branchiales et le stade H finit quand la 3e apparaît ; mais, sur l'embryon vivant observé dans la coque, il est nécessaire, pour marquer l'âge, de se servir surtout des caractères de la face dorsale et des phénomènes de mouvement. C'est grâce à la réunion des diverses observations ainsi faites que nous pouvons fixer *à 48 heures, à la température de 18°*, la durée du stade H.

CHAPITRE IV

Le stade I

Les auteurs allemands ont pris l'habitude de désigner ce stade par la lettre J; c'est la lettre I qu'emploie BALFOUR; la lettre J peut prêter à confusion parce que VAN WYHE (1882) décrit un stade J intermédiaire aux stades I et K. Nous adoptons la division Balfourienne.

§ I. DESCRIPTION DES EMBRYONS

I. Caractères anatomiques

1° La gradation des caractères d'après leur valeur pour la sériation (p. 356). — I. La présence de trois fentes branchiales (p. 357). — II. Le rapport de la longueur du segment post-pédiculaire à la longueur totale $\frac{\text{L.t.}}{\text{L.pp.}}$ (p. 357).

2° Etude particulière des embryons. — N° 1, Embryon E (fig. XXIV) (p. 359) ; N° 2, Embryon D (fig. XXV) (p. 361); N° 3, Embryon S1 (fig. XXVI) (p. 362) ; N° 4, Embryon H (fig. XXVII) (p. 364) ; N° 5, Embryon I^2 (fig. XXVIII-XXXI) (p. 365) ; N° 6, Embryon IIx^0 (fig. XXXII) (p. 372) ; N° 7, Embryon IIx^1 (p. 373).

3° Comparaison des embryons décrits avec le type I de BALFOUR (*Pristiurus*) (p. 374).

Nous examinerons successivement sept embryons de ce stade en allant du plus jeune au plus âgé. Ils ont été étudiés à la fois sur le vivant et après fixation. Nous avons condensé sur quelques figures les détails de leur organisation. Ce sont les embryons E, D, S^1, H, I^2, IIx^0 et IIx^1. Leurs mouvements et leurs réactions aux stimulants mécaniques sont consignés plus loin. Avant d'étudier chacun de ces embryons en particulier nous exposerons les principes qui nous ont guidé dans leur classement.

1° LA GRADATION DES CARACTÈRES D'APRÈS LEUR VALEUR POUR LA SÉRIATION

Il importe de ne pas classer à la légère les embryons, d'après des caractères sujets à variation. D'une manière générale, la taille des embryons, même à l'intérieur d'une espèce, est une notion absolument insuffisante pour fixer leur âge. Le nombre des myotomes sur lesquels beaucoup d'auteurs s'appuient est incertain et ne donne qu'une fausse apparence d'exactitude; on en compte un nombre différent suivant les procédés d'éclairage, de fixation, d'enrobage, et il n'est jamais absolument sûr. Chez un *Torpedo*, RUCKERT (1906, fig. 782, p. 1098) trouve deux fentes branchiales contemporaines de 17 protovertèbres, tandis que

le type G des ZIEGLER, pris chez *Torpedo*, possède déjà 20 protovertèbres quand il montre la première indication de la 2e fente. On pourrait multiplier les exemples. La numération est particulièrement difficile dans la région cervicale, où les myotomes sont susceptibles de multiplication (Voir stade H), et dans la région caudale, où ils naissent.

Suivant les principes émis dans une étude précédente (1917 *a*) nous considérons les points de repère d'un classement rapide, au stade I, comme étant au nombre de 2.

I. *Le caractère principal* est la présence de trois fentes branchiales A la suite de BALFOUR nous tenons ce caractère pour fondamental.

Une 4e fente classe l'embryon au début du stade K. Les embryons E et D ont une 3e fente déjà large, peu haute, mais déjà bien encadrée de bords sombres, placée au-dessus de la partie moyenne du péricarde; les autres embryons, plus âgés, ont une fente plus élevée, plus étroite et portée plus avant au-dessus du cœur. Aucune des fentes n'est percée; le terme fente est donc impropre; il a prévalu, mais il vaut mieux dire poche branchiale, jusqu'à leur ouverture. Les poches ont une paroi externe saillante en dehors ; cette particularité est bien visible sur les embryons qui ont subi un léger commencement de dessiccation.

Il devient difficile, au stade I, de confondre la première fente avec la cavité du premier arc mandibulaire, car cet arc, en devenant plus dense, laisse moins transparaître la cavité mésodermique qu'il renferme ; à une forte lumière elle apparaît cependant, en vue latérale, sous l'aspect d'une poire à queue effilée vers l'extrémité inférieure de l'arc et à grosse extrémité ampullaire dorsale ; celle-ci s'étend un peu plus haut que la ligne prolongée du toit pharyngo-branchial, si du moins la tête n'est pas trop courbée, et elle s'élève ainsi au-dessus du bord inférieur de la chorde dorsale dont on peut voir passer l'extrémité, recourbée en crochet, dans son territoire transparent. La poche branchiale N° I, en montant un peu sur les côtés de la chorde, permet aussi de distinguer le bord inférieur de celle-ci (fig. XXV et XXIX).

II. Le *rapport de la longueur du segment post-pédiculaire à la longueur totale*, $\frac{L.\ t.}{L.\ pp.}$, vient, en second lieu, classer les embryons *à l'intérieur du stade.* Les longueurs totales, isolées, sont insuffisantes; elles sont variables, au même âge, suivant les individus et les circonstances du développement ; on n'obtient quelque précision qu'en recherchant *les dimensions relatives des divers segments.* Nous avons trouvé que le rap-

port entre la longueur du segment postérieur à l'attache vitelline et la longueur totale, fixait une étape anatomique précise et constituait un moyen commode et sûr de sériation ; en effet, d'un côté, le centre caudal d'accroissement entre à ce moment en grande activité, de l'autre, le segment s'allonge par le rétrécissement longitudinal du pédicule ; ces deux phénomènes concourent au même but, l'augmentation du segment post-pédiculaire, et sont des facteurs importants de l'équilibre des mouvements. Les autres régions grandissent aussi ; la tête, par exemple, est portée en avant, mais, proportionnellement, leur extension longitudinale est moindre. La relation du segment post-pédiculaire à la longueur totale apporte donc un renseignement intéressant sur la croissance graduelle et générale du corps.

Au point de vue pratique, la mesure du segment postérieur est presque aussi facile à ce stade que celle de la longueur totale ; car le pédicule fait, avec l'arrière-tronc, un angle qui ne laisse aucune incertitude sur le point de son insertion. Le rapport indique combien de fois le segment post-pédiculaire est contenu dans l'axe longitudinal, et il garde sa valeur sur les animaux fixés, comme sur les vivants, parce que l'action des solutions fixatrices peut être considérée comme s'exerçant également sur chaque région de l'embryon.

Nous constatons la valeur régulièrement décroissante de ce rapport sur les embryons étudiés anatomiquement des stades H et I. Au stade H le rapport donne le chiffre 4, à la fois pour l'embryon S III $\left(\frac{4}{1}\right)$ et pour l'embryon $F\left(\frac{3,32}{0,82}\right)$. Au stade I, nous voyons, sur les 7 embyons décrits, le chiffre baisser à mesure que la queue grandit. L'embryon E donne le rapport suivant : $\frac{3,5}{0,9} = 3,88$; le D, $\frac{3,5}{1} = 3,5$; le S^1, $\frac{4,40}{1,30} = 3,4$; le H, $\frac{4}{1,3} = 3,07$; le I^2, redressé, $\frac{4,25}{1,45} = 2,93$; le $II\ x^0$, $\frac{4,25}{1,5} = 2,83$; le $II x^1$ $\frac{4,25}{1,6} = 2,65$. On peut estimer que, chez *Scylliorhinus canicula*, le stade I contient les rapports $\frac{\text{L.t.}}{\text{L.pp.}}$ de la valeur de 4 à 2,5 et l'on peut sérier, à l'intérieur de ce stade, les embryons en trois groupes, suivant le degré de leur croissance souligné par le rapport : le 1er groupe a un rapport qui va de 4 à 3,5 ; le 2e groupe, un rapport de 3,5 à 3 ; le 3e groupe, un rapport de 3 à 2,50.

Tous les embryons ont été fixés en place, sur le vitellus, quand ils

étaient vivants, afin d'obtenir, dans les relations de l'animal avec le pédicule, une attitude aussi voisine que possible de la réalité. L'estimation des longueurs totales a été faite sur le vivant, à travers la coque, chez deux embryons observés seulement au point de vue physiologique; le N° 10 (SBa^3) a 5 mm. 5; le N° 11 (SBa^2), 6 mm.; ils appartiennent probablement au 3e groupe du stade I, car le N° 5 (I^2) qui a un rapport $\frac{\text{L.t.}}{\text{L.pp.}} = 2{,}93$, avait, à l'état frais, un peu plus de 5 mm.; mais, en raison de leur élevage différent, rien ne peut être affirmé.

2° Etude particulière des embryons

N° 1, embryon E, fig. xxiv, $\frac{\text{L.t.}}{\text{L.pp.}} = 3{,}88$.

Fixé pendant 20 minutes dans un mélange à parties égales de liqueur de Zenker et de formol à 20 p. 100, il est examiné dans l'alcool à 96°. La 3e fente n'est pas aussi nette que les deux autres, elle est large, peu haute, à bords encore un peu flous, et placée sur le milieu du toit péricardique. En considérant comme 7e myotome le segment placé au bas de la rampe cervicale, on compte 26 myotomes jusqu'au bord postérieur du pédicule et 11 myotomes visibles au delà, ce qui donne un total de 37 *protovertèbres*. Sauf dans les régions extrêmes, le bord dorsal des myotomes dépasse le bord dorsal de la chorde et monte sur le quart environ de la hauteur de la moelle, dans toute son étendue ; en raison de la plus grande épaisseur de celle-ci, en avant, les myotomes sont aussi plus étendus en hauteur de ce côté.

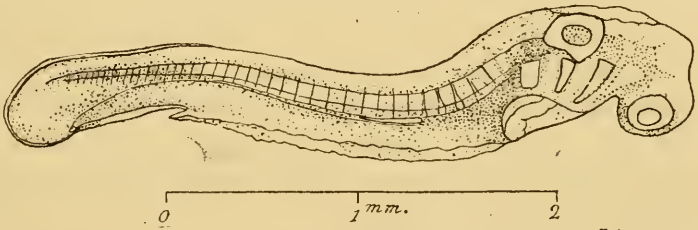


Fig. xxiv. Embryon fixé E (N° 1, Anatomie et mouvement du stade I) $\frac{\text{L.t.}}{\text{L.pp.}} = 3{,}88$. Face latérale droite vue en lumière réfléchie : 3 poches branchiales ; plaque auditive en cuvette ; Pronéphros visible. Papille cloacale en formation devant le bouton terminal.

La plaque auditive est large et présente nettement une cuvette centrale et des bords étalés; elle est située au-dessus de la 2e fente, mais elle déborde par ses parties antérieure et postérieure sur les arcs voisins. L'œil, plus saillant, est muni d'une lentille bien visible. La courbure de la tête s'accentue de telle sorte que les saillies du mésencéphale et du

prosencéphale se trouvent maintenant presque sur le même plan vertical. Un sillon assez net accentue, du côté du mésoblaste préchordal, la division de l'archencéphale, visible sur le devant de la tête dès le stade précédent (fig. XVI, XVII, XVIII) ; la fissure rhombo-mésencéphalique devient aussi plus marquée à l'extérieur. Le 4e ventricule s'est beaucoup dilaté et élargi transversalement ; on y aperçoit déjà les modifications importantes que nous décrirons plus loin sur l'embryon I^2, parce qu'elles y sont plus prononcées ; on y constate l'apparition de deux renflements nouveaux de la paroi latérale : l'un, placé au-devant du seul neuromère du trijumeau présent au stade H, et que l'on peut nommer neuromère trochléaire, l'autre, intermédiaire aux VIIe et IXe nerfs et que l'on peut appeler neuromère acoustique.

En cherchant à dénombrer les divisions myotomiques de la région occipitale, on compte un premier myotome bien visible au-dessus et un peu en arrière de la 3e fente, puis deux petits segments séparés par un intervalle clair, puis un myotome plus long mais coupé d'une traînée foncée qui le partage verticalement, enfin au bas de la rampe un gros myotome qui commence la série des protovertèbres les plus puissantes du corps ; il semble justifié de penser qu'un myotome doit se trouver dans le territoire sombre immédiatement post-auriculaire de la IXe paire, myotome que nous n'avons pu distinguer ; aussi comptons-nous comme 7e, le segment placé à la jonction du cou et du tronc, au bas de la rampe. Nous estimons donc, qu'au début du stade I, comme au stade H, l'angle qui sépare la partie antérieure ascendante de la partie horizontale du tronc, correspond approximativement à la limite de la tête et du tronc.

Le tube cardiaque commence à présenter quelques sinuosités ; il est large en arrière, au coin postéro-inférieur du péricarde où il naît, puis, après avoir pris d'abord une direction presque verticale, il se coude nettement en avant et aboutit en diminuant de calibre sous le territoire de la 2e fente. Le pédicule a été coupé presque au ras de la paroi cardiaque et du limbe caudal, et n'indique pas l'élargissement des cavités cœlomiques que nous reconnaîtrons plus tard. Son territoire est assez étendu, car il a 1 mm. 5 de longueur, pour une longueur totale de 3 mm. 5 ; il tient donc 2 fois 33 dans celle-ci ; il est relativement plus court qu'au stade H, chez *SIII* (fig. XV). où il n'est contenu que deux fois dans la longueur de l'embryon.

Deux caractères importants doivent encore retenir l'attention : 1° la

présence d'une saillie longitudinale, ayant l'aspect d'un bâtonnet, placée au dôme de la cavité abdominale, de chaque côté de la chorde, le long des myotomes 10, 11, 12, et qui se montre en transparence, comme une zone sombre, placée en dehors et un peu au-dessous du bord ventral de la chorde. Elle répond au *pronéphros* dont nous avons aperçu l'origine au stade H (embryons SIII et F). Le pronéphros n'a pas changé de place, il n'a pas reculé ; si l'on considère sa situation, vis-à-vis du dernier myotome bien visible de la rampe cervicale, classé 4e chez SIII, 7e ici, c'est toujours 3 myotomes plus loin qu'il débute ; seulement les myotomes situés en avant du dernier cervical ont augmenté de nombre (Voir Embryon F, stade H).

2° Le 2e point d'organisation qui nous paraît important est *la naissance de l'ampoule cloacale.* Au-devant du bourgeon terminal à l'endroit où précédemment, au stade H (fig. XVI et XVIII), les parois ectodermique et endodermique étaient indépendantes, nous voyons maintenant leur fusion (fig. XXIV) ; sur le reste du segment post-pédiculaire, aucune nouvelle rencontre de ces feuillets n'existe. Cette union marque l'origine de ce qu'on appelle communément et improprement « l'anus », et qui est le cloaque. En arrière de lui nous voyons, sur les embryons suivants, *naître la queue* ; toute la partie du segment post-pédiculaire située en avant du point de jonction des feuillets appartient au tronc.

N° 2, EMBRYON D, fig. XXVI, $\frac{\text{L.t.}}{\text{L.pp.}} = 3{,}5.$

Fixé pendant une demi-heure dans un mélange formol-Zenker, il

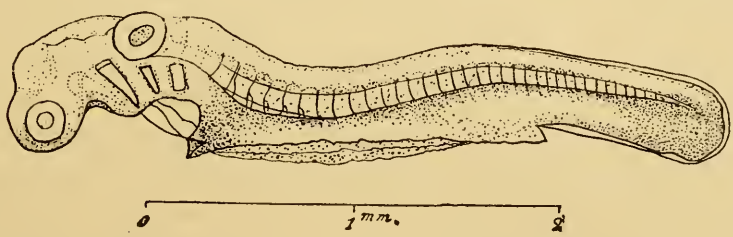


FIG. XXV. Embryon D fixé (N° 2, Anatomie et mouvement du stade I) $\frac{\text{L.t.}}{\text{L.pp.}} = 3{,}5$. Face latérale G, vue en lumière réfléchie la papille cloacale se détache du bouton terminal et situe en arrière d'elle la naissance de la queue. Les sacs cœlomiques se dilatent ; on voit la somatopleure soulevée, à distance des 2 feuillets endodermiques recouverts de la sphanchnopleure.

est à peine différent du précédent ; la 3e fente branchiale est au même point. Nous n'indiquerons que les particularités qui rendent sa figuration intéressante. Le mamelon cloacal est placé un peu en avant du bourgeon

terminal de la queue ; il est séparé de celui-ci par une légère encoche endodermique, ornée d'un limbe ectodermique. On peut constater nettement les deux neuromères antérieurs du rhombencéphale, trochléaire et trigéminal ; le neuromère du facial est tout contre le bord de la plaque auditive et séparé du trijumeau par le neuromère intermédiaire, sans racine dorsale, situé au-dessus de la 1re fente branchiale. A travers le haut de l'ampoule mandibulaire semble se montrer le crochet antérieur de la chorde dorsale.

Le pédicule, coupé au ras de l'animal, montre à la fois (fig. XXV) la paroi somato-pleurale externe et une double coupe plus interne, représentant l'endoderme recouvert de la splanchnopleure. Si l'on examine la terminaison antérieure de la cavité intestinale ouverte, on voit qu'elle est fermée, du côté du péricarde, par une cloison de séparation. On compte 38 *protovertèbres*, dont la 26e est placée au-dessus du bord pédiculaire postérieur.

N° 3, EMBRYON SI, fig. XXVI et XXXIII ; $\frac{\text{L.t.}}{\text{L.pp.}} = 3{,}4$.

Fixé au formol neutre à 10 p. 100 et conservé dans ce liquide, il est moins rétracté, moins cassant et beaucoup plus transparent que les précédents. La figure XXXIII, dessinée sur le vivant, montre la tête et la queue un peu plus relevées au-dessus du vitellus que la figure XXVI, faite après la fixation. La 3e fente, haute et étroite, est portée au-dessus du tiers antérieur du péricarde. La conservation du pédicule permet de décrire exactement sa constitution. De chaque côté de l'abdomen, si l'on regarde dorsalement, on aperçoit une éminence demi-transparente. Sa partie la plus élevée (fig. XXVI) se trouve derrière la région cardiaque ; elle atteint à ce niveau la hauteur de la région abdominale ; de là, elle diminue en descendant vers l'arrière et finit avant d'atteindre le bord postérieur du pédicule ; sur le côté, elle forme un plan incliné qui rejoint la surface de la boule vitelline à un millimètre et demi environ de la ligne médiane. Sous le binoculaire, nous l'avons sectionnée parallèlement à l'axe longitudinal du corps, à 1 mm. environ de celui-ci ; nous pénétrons ainsi dans sa cavité et nous la reconnaissons comme celle du coelome extra-embryonnaire dont l'aspect dorsal à un âge plus avancé a été présenté par RUCKERT (1906) sur plusieurs figures (fig. 785, 786, 792, 793). C'est donc la somatopleure qui a été sectionnée et la cavité ouverte se trouve être un diverticulum de la cavité péritonéale ; elle s'étale en avant dans la région pédiculaire à la surface de la boule

vitelline et se rétrécit en arrière autour de l'intestin. On aperçoit, par l'ouverture, la splanchnopleure ; elle saille à l'intérieur du cœlome dit « extra-embryonnaire » et en forme la paroi interne. Il se forme donc, en avant de l'abdomen deux culs-de-sac coelomiques distincts, séparés par la cavité intestinale médiane. La paroi ventrale de celle-ci n'est encore formée que par l'endoderme vitellin, et il n'existe pas d'espace sous-intestinal par lequel les cavités cœlomiques puissent se rejoindre en avant, sur la ligne médiane.

Le nombre des protovertèbres est de 40, en comptant comme 7e celle qui est placée au bas de la rampe cervicale, et qui se trouve maintenant occuper la seconde place au-dessus du pédicule vitellin, derrière le

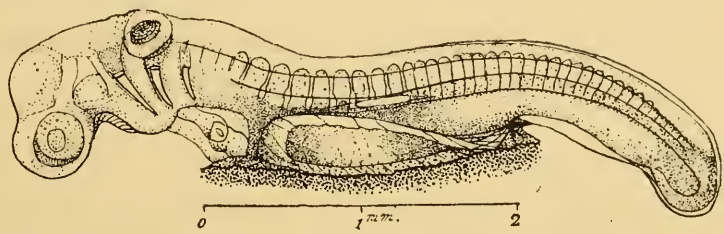


FIG. XXVI. Embryon fixé SI (N° 3, Anatomie et mouvement du stade I) $\frac{\text{L.t.}}{\text{L.pp.}} = 3,4$. Face latérale gauche. Le coelome extra-embryonnaire est ouvert. Baguette du pronéphros. Le cœur constitué de deux chambres auriculaire et ventriculaire séparées par un orifice, n'a pas encore battu. (Voir fig. XXXIII la même face dessinée sur le vivant.)

cœur. Le myotome, placé au-dessus du bord postérieur du pédicule, est le 24e ; les plus larges segments sont les 6e, 7e, 8e, 9e et 10e ; en avant d'eux, les myotomes décroissent rapidement de volume. Entre les myotomes les plus larges, l'intervalle clair de séparation est plus net ; il s'élargit en forme d'ampoule au niveau et au-dessous du bord inférieur de la chorde ; on voit, par transparence, un large hiatus lumineux en forme de croissant, concave en haut, entre la chorde qui se redresse pour devenir occipitale et la paroi endodermique pharyngo-intestinale sous-jacente. Ces détails d'organisation existent au stade H, mais ils se précisent au stade I. Nous retrouvons vis-à-vis des 10e, 11e, 12e myotomes, au-dessous de la chorde, la baguette saillante et dense du pronéphros.

L'ampoule cloacale est plus apparente et se dégage nettement du bourgeon caudal. Le canal neurentérique est visible, sauf dans la continuité postérieure de la chorde, au milieu du centre d'accroissement terminal, où la compacité des tissus est très grande.

Le cœur présente manifestement deux parties, une oreillette posté-

rieure plus volumineuse et un tube ventriculo-bulbaire antérieur, moins large ; les deux parties communiquent par une région orificielle, vue très nettement sur le vivant, comme il est marqué sur la figure ; le cœur ne bat pas.

Le 4e ventricule est très étalé, on voit les origines des Ve, VIIe et IXe paires telles qu'elles sont figurées ; le territoire de la Ve forme une large saillie qui s'étend de la première fente branchiale au mésencéphale ; on peut y distinguer facilement deux zones, l'une postérieure, l'autre antérieure, séparées en bas par la proéminence extérieure de la cavité mandibulaire ; la première constitue le nerf mandibulaire qui descend directement dans l'arc de ce nom ; la saillie longitudinale antérieure correspond à la zone du nerf trochléaire, telle qu'elle a été désignée sur *Acanthias* par J. B. Platt (**1891**), elle passe entre la cavité mandibulaire et la base du mésencéphale pour aboutir au-dessus de l'œil.

N° 4, embryon H, fig. xxvii ; $\frac{L,t.}{L.pp.} = 3,07.$

Fixé à la liqueur de Zenker pendant 15 minutes, il est moins transparent que les embryons précédents ; il est un peu plus âgé. En fait de particularités intéressantes, nous signalerons la netteté de deux renfle-

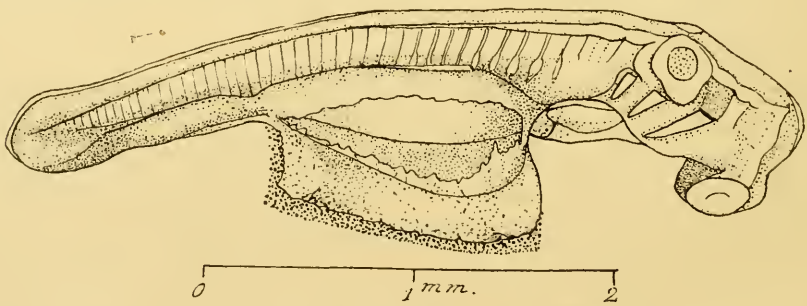


Fig. xxvii. Embryon fixé H (N° 4, Anatomie et mouvement du stade 1). $\frac{L.t.}{L.pp.} = 3,07.$ Face latérale droite. Coelome ouvert. Baguette du pronéphros. Début des battements du cœur

ments situés derrière celui de la IXe paire, la baguette saillante du pronéphros qui reste placée sous les plaques vertébrales des 10e, 11e, 12e myotomes, mais s'effile en arrière sur la longueur de quatre autres segments. La dissection de la cavité cœlomique droite permet de montrer sa disposition et ses dimensions ; elle est plus étendue que celle de l'embryon N° 3, en avant, en arrière et sur les côtés ; on voit, par son ouverture, le rideau interne de la splanchnopleure qui tombe sur le vitellus.

Le cœur présente en arrière une oreillette arrondie séparée, par un étranglement, d'un ventricule antérieur fusiforme, dirigé vers la partie inférieure de la 2e fente branchiale. *Il a commencé de battre ;* ses contractions sont faibles, rares et vermiformes; elles cheminent d'arrière en avant et ne charrient aucun globule.

La figuration latéro-dorsale de la queue ne permet pas de voir l'ampoule cloacale. A vrai dire, il n'existe pas d'entonnoir endodermique étroit et localisé, venant par sa pointe au contact de l'ectoderme; c'est tout une région de l'endoderme qui s'abaisse vers l'ectoderme comme chez l'embryon N° 6 (IIx°), fig. XXXII ; cette région « cloacale » représente *à peu près le quart du segment post-pédiculaire*, qui est situé derrière sa moitié antérieure; elle est séparée du bourgeon terminal par une petite encoche pourvue d'un limbe transparent.

Le nombre de segments, depuis l'oreille, est de 43 ; les derniers sont comme de petits grains ; *on compte comme* 7e, *le premier placé derrière le cœur* ; c'est le 24e qui se trouve au-dessus du bord pédiculaire postérieur.

N° 5, EMBRYON I^2, fig. XXVIII, XXIX, XXX, XXXI; $\frac{\text{L.t.}}{\text{L.pp.}} = 2{,}93$.

Fixé au formol neutre à 20 p. 100, il est resté transparent comme le N° 3; il est très favorable à une étude d'ensemble. Il fut d'abord enlevé vivant avec son support pédiculo-vitellin, et déposé dans un petit cristallisoir où, sous le microscope, on interrompit la conduction médullaire en réséquant complètement la moelle sur quatre métamères, les 9e, 10e, 11e, 12e.

La figure XXVIII représente l'aspect de l'animal vivant vu de haut sur son support vitellin, avant l'opération. Le dessin combine les résultats de plusieurs examens, faits en transparence et par réflexion. La longueur, à l'état frais, était de 5 mm.

L'embryon est coudé vers la gauche dans son 1/5 postérieur inerte. Le limbe, du segment postérieur au pédicule, est plus élevé que chez les autres embryons décrits. On voit nettement une ampoule endodermique cloacale s'abaisser en s'amincissant vers l'ectoderme à l'union des 2/3 antérieurs et du 1/3 postérieur du segment post-pédiculaire.

L'animal est porté au-dessus de la surface vitelline par trois proéminences, une médiane et deux latérales, qui lui forment un coussin ; elles sont transparentes et formées d'organes cavitaires gonflés de liquide ; la médiane qui représente l'intestin n'est généralement pas

aussi largement dilatée; les latérales sont constituées par les cœlomes, dont nous avons déjà montré l'origine et la disposition sur les embryons Nos 3 et 4 (fig. XXVI et XXVII). L'intestin et les cœlomes en place se présentent d'une manière plus habituelle, sur la plupart des embryons, tels qu'ils sont indiqués sur la figure XXXV.

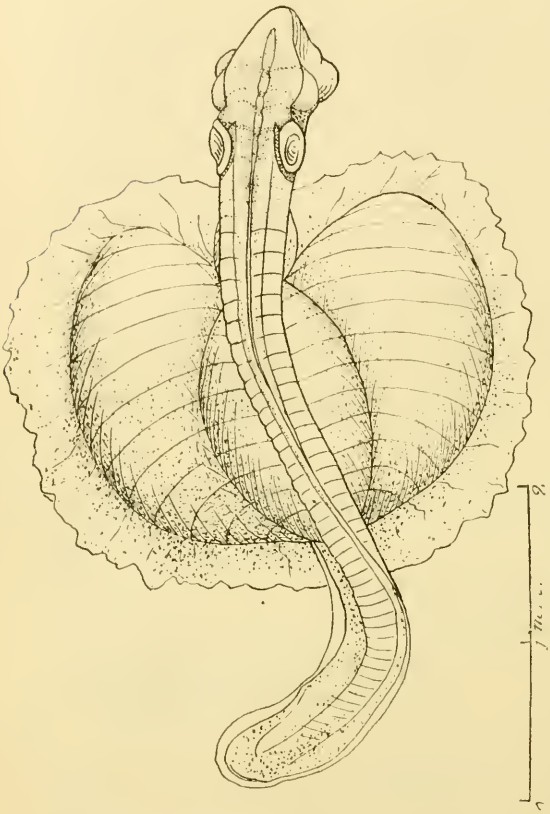


FIG. XXVIII. Embryon vivant I² (N° 5, Anatomie et mouvement du stade I) $\frac{\text{L.t.}}{\text{L.pp.}} = 2{,}93$; vue dorsale. Les sacs coelomiques sont particulièrement gonflés; la dilatation intestinale est exceptionnelle. (Voir fig. XXXV l'aspect le plus habituel des coelomes et de l'intestin.)

La lumière, transmise, passe à travers la tête en ne montrant, dans le plancher du rhombencéphale qu'une lueur médiane très étroite encadrée par des renflements latéraux très importants. Une lumière réfléchie très vive tombant dans le 4e ventricule, à travers son toit presque transparent, le montre évasé ; il présente l'aspect d'un cerf-volant très allongé, dont les coins latéraux, rapprochés de l'extrémité antérieure, se trouvent placés au-devant des neuromères de la Ve paire. Les plaques auditives, d'origine ectodermique, paraissent simplement appliquées sur la paroi de l'encéphale, dont elles restent séparées par un sillon. Le nerf facial, saillant à leur partie antérieure, semble plonger sous elles. La forme en cuvette de ces plaques est très caractéristique ; elle se remarque chez tous les embryons du stade I. On peut délimiter déjà les neuromères nerveux ; mais ils seront plus apparents après la fixation (fig. XXXI).

La région cardiaque dont on aperçoit de chaque côté la saillie latérale est maintenant enfouie au fond d'un golfe formé par les expansions des deux cavités cœlomiques, qui dépassent en avant l'attache pédiculaire.

Les figures XXIX et XXX montrent les faces latérales par transparence après fixation ; celle-ci a réduit la longueur à près de 4 mm., mais l'embryon présente une crosse ventrale et une coudure gauche du segment postérieur ; l'embryon redressé peut avoir environ 4 mm. 25. Le rapport des longueurs, devenu inférieur à 3, indique que la croissance est parvenue au 3e tiers du stade. La place de l'ablation médullaire est nettement marquée. Sur la figure XXIX, on a disséqué et ouvert le cœlome extra-embryonnaire droit et montré son prolongement antérieur qui cache la partie postérieure du cœur ; le fond est formé par la splanchnopleure intacte. Sur la figure XXX, on a enlevé tout le cœlome gauche,

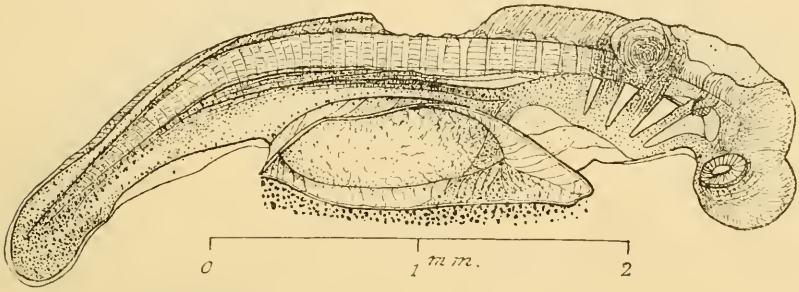


FIG. XXIX. Embryon I² fixé (N° 5, Anatomie et mouvement du stade I) $\frac{L.t.}{L.pp.} = 2,93$. Face latérale droite en transparence. Sac coelomique extra-embryonnaire ouvert. La région sus-chordale a été enlevée au niveau des 9e 10e, 11e, 12e myotomes.

et effondré la cavité intestinale ; l'attache de la paroi somatopleurale se voit comme un simple liseré au-dessus de la brèche intestinale.

Le nombre des myotomes est de 48 *à* 50, en comptant comme 7e le premier myotome pédiculaire ; dans ces conditions, c'est le 23e myotome qui marque la limite postérieure du pédicule.

La région postérieure est plus détaillée sur la figure XXX ; on peut y apercevoir encore le canal neurentérique ; il fait suite à une dilatation terminale du canal épendymaire, que l'on a déjà remarquée au stade H et qui se retrouve sur tous les embryons du stade I ; on voit le canal de communication tourner autour de la chorde dorsale, enfouie, à sa terminaison, dans un tissu dense, et se raccordant à l'intestin caudal par un passage étroit, ou tout au moins très aplati dans le sens dorso-ventral. L'ampoule cloacale vient nettement, sous forme d'une papille au contact de l'ectoderme, interrompant ainsi le limbe ventral du segment post-pédiculaire.

La région antéro-latérale gauche de la figure XXX, vue plus dorsale-

ment que celle de la figure XXIX, donne mieux l'idée de la saillie très forte que fait la partie dorsale du premier arc. On peut distinguer encore à son intérieur, la lueur plus claire de l'ampoule mandibulaire, cavité du 2e somite de VAN VYHE (1882), dont la figure XXIX montre davantage l'ensemble piriforme. Les deux figures signalent qu'on a trouvé à l'angle postérieur de l'arc mandibulaire, des deux côtés, une tache plus foncée presque circulaire, qui représente probablement le 2e placode épibranchial du trijumeau. Le 1er placode est l'ophthalmique ou mésocéphalique, d'où dérive le ganglion ciliaire ; il a été figuré par GOETTE (1914, pl. III, fig. 57) sur une coupe transversale de *Torpedo ocellata*, long de

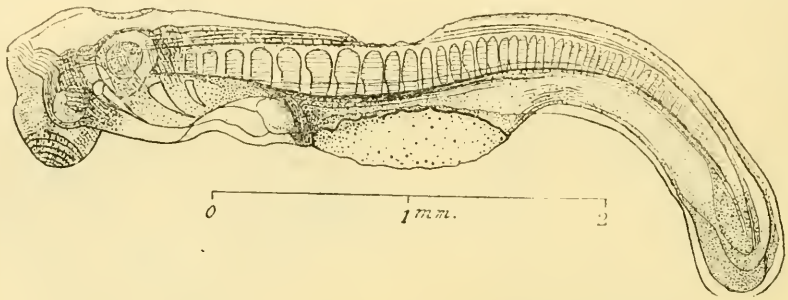


FIG. XXX. Embryon 1a fixé (N° 5, Anatomie et mouvement du stade I). Vue latéro-dorsale D, en transparence. Cavité intestinale effondrée ; canal neurentérique visible. Papille cloacale. Ablation médullaire pratiquée au niveau des 9e, 10e, 11e, 12e myotomes.

4 mm. 5 ; de la région présumée de ce placode on voit se détacher, sur la figure XXX, dessinée d'un peu haut, une ligne foncée qui descend vers l'œil, le long du plafond de la cavité mandibulaire et qu'on peut homologuer au nerf ophthalmique.

Le cœur présente nettement les deux régions déjà différenciées chez les embryons précédents : l'oreillette plus large, le ventricule fusiforme, continué par un bulbe de calibre plus étroit, qui s'insère sous la 2e fente branchiale.

Le pronéphros comprend une traînée cellulaire saillante au sommet de la cavité abdominale, plus large en avant en regard des 10e, 11e, 12e métamères (fig. XXIX), qu'en arrière, où elle se rétrécit de plus en plus, en longeant la base des plaques vertébrales 12 à 17 ; elle se continue encore au delà par un très fin conduit, visible jusqu'au 20e métamère du tronc ; mais les figures faites en transparence ne portent, pour l'indiquer, qu'un trait plus foncé. A gauche, fait exceptionnel, le pronéphros part du 9e myotome.

La figure XXXI, exécutée à un grossissement plus fort et sous une lumière réfléchie très intense, vient compléter nos informations sur la région céphalique. On y observe, en passant, combien l'arc mandibulaire forme un contrefort épais et saillant ; mais c'est surtout l'organisation actuelle du cerveau qui requiert l'attention. Les deux figures précédentes montraient que le mésencéphale était devenu la région la plus avancée de la tête, par suite de la flexion progressive de celle-ci au cours des stades H et I. Cependant nous devons faire remarquer que cet embryon N° 5 marque une élévation du cou moins prononcée qu'il n'existe en général et la situation, plus avancée encore du mésencéphale sur l'embryon N° 4 de la figure XXVII, tient de même à la position dans laquelle l'embryon a été dessiné. On peut donc considérer qu'*au milieu du stade* les saillies du mésencéphale et du prosencéphale se trouvent *sur le même plan vertical* (fig. XXVI) ; au début du stade, il existe encore une légère avance du prosencéphale (fig. XXIV et XXV), tandis qu'à la fin, nous constatons une proéminence légère de la région mésencéphalique. Au stade K, le prosencéphale de plus en plus fléchi se dirige nettement vers l'arrière. L'accroissement de cette flexion, qui peut être facilement mesuré à première vue, est un moyen d'apprécier le degré du développement.

Avant toute description du rhombencéphale ; nous ferons une remarque générale, valable pour toute la période où les neuromères sont visibles *in toto*, à l'intérieur du 4e ventricule. Sur les photographies du stade H (pl. VII), nous avions vu nettement les neuromères former, dans le sens vertical, une succession de cavités ampullaires. Au stade I, vus par la face dorsale, ils ne semblent plus répondre à la définitition de ORR (1887) ; ils ne sont plus séparés en dedans par une crête ; mais leur succession forme d'avant en arrière, sur le mur latéral de la cavité, une série de gonflements particuliers et non une suite de dilatations, continuant celles des cerveaux antérieur et moyen. Comment expliquer la différence d'aspect qu'ont pris les « neuromères » rhombencéphaliques à leur face interne ? Peut-être tient-elle simplement à ce que nous voyons la cavité dans le sens de la largeur, au lieu qu'elle se présente sur les photographies de l'embryon F (pl. VII) dans le sens de la hauteur ? Cependant, d'autre part, la cavité rhombencéphalique est étroite ; elle est divisée en un plus grand nombre de chambres successives que les vésicules antérieure et moyenne, et les noyaux nerveux de sa paroi se développent d'une manière précoce. Ce sont probablement les raisons pour lesquelles nous

voyons apparaître très rapidement, dans chaque neuromère, une convexité latérale à la place d'une concavité primitive. Dans les coupes sagittales exécutées par DOHRN (1907) chez *Raja batis* (fig. 6, 7 *c*, 7 *d*, 8 *a*, 8 *b* de la planche XXII) on aperçoit encore la concavité interne des neuromères et il est possible que les Raies aient conservé le type classique de la neuromérisation dans le cerveau postérieur. Mais chez les Scyllidae il n'en est pas de même ; les figures 3 *b* et surtout 4 de la planche XX du même auteur, concernant *Mustelus vulgaris*, montrent qu'à des sillons externes correspondent des rainures internes, et qu'entre les zônes rétrécies sont situés, comme sur nos dessins, les gonflements neuromériques. Les figures et descriptions de GRAPER (1913) chez les Mammifères (fig. 7-9, Mouton ; 10-11, Porc) signalent, au contraire, dans un ventricule qui paraît plus large, de véritables dilatations ampullaires rhombomériques.

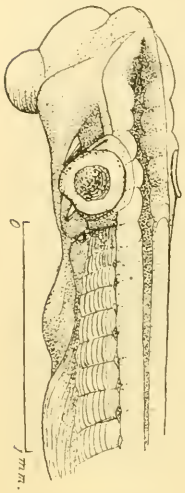


FIG. XXXI. Embryon I² fixé (N° 5, Anatomie et mouvement du stade 1) déjà représenté figures XXVIII à XXXI. Face dorsale de la tête montrant à travers le voile épendymaire et cutané l'intérieur du ventricule rhombencéphalique. (Description dans le texte.)

L'embryon de la figure XXXI a été dessiné la tête un peu redressée, ce qui fait saillir anormalement le prosencéphale, de plus le côté droit du corps est légèrement incliné vers le bas. On voit à travers le toit du 4e ventricule, dont la crête médiane est figurée par un simple trait, les renflements internes de la paroi nerveuse. La fosse est profonde, large dans sa partie antérieure, se rétrécissant progressivement en arrière jusqu'au canal médullaire, qui ne présente pas trace de renflement ni de sinuosité. Le ventricule, dès son entrée, derrière la fissure rhombo-mésencéphalique, se dilate au maximum ; ses angles latéraux se trouvent situés au-devant du neuromère de la Ve paire, d'où part le nerf mandibulaire. Nous avons reconnu ce neuromère sur la figure XVII de l'embryon SIII, au stade H, et la comparaison très suggestive des deux figures XVII et XXXI permet de mesurer les progrès du développement.

Le neuromère antérieur, séparé de son congénère par l'incisure médiane, a été désigné comme trochléaire et cérébelleux ; il est généralement considéré comme s'étendant jusqu'à l'angle latéral de la fosse rhomboïdale, mais actuellement on distingue, au-devant de cet angle, un autre territoire nerveux, qui se montre plus spécialement en rapport avec la racine dorsale dite « thalamique » du trijumeau ou nerf « tro-

chléaire primaire » de PLATT (1891) [voir aussi DOHRN (1907) et GAST (1909)]. DORHN désigne le double neuromère antérieur comme trochléaire (1 et 2, pl. II, fig. 7 et suiv.); il signale, en effet, (figure 16, pl. X, et p. 170), chez *Torpedo ocellata* et chez *Raja batis*, un sillon semblable à celui de *Scylliorhinus*, qui divise en deux le long neuromère antérieur. Nos figures XXVI, XXVII et XXX indiquent que, de cette subdivision du 1er neuromère du rhombencéphale, part un ruban nerveux, qui descend vers l'œil en passant derrière le mésencéphale et au-dessus de la cavité mandibulaire ; il correspond au nerf trochléaire primaire. Notons tout de suite qu'au stade K nous ne verrons plus cette division, dite trochléaire, du neuromère cérébelleux.

Derrière l'angle latéral antérieur de la fosse, le neuromère de la Ve paire forme dans l'intérieur du ventricule une très forte saillie. Au-dessus de la première fente et du récessus latéro-chordal qui la prolonge en haut, se voit le neuromère sans racine dorsale, déjà apparent au stade G ; il ne correspond encore à aucune formation déterminée. DORHN (1907) le considère, à un âge plus avancé, comme le 2e neuromère de la Ve paire et figure, chez *Raja batis*, (fig. 9 *a*, pl. XXII) la naissance à cet endroit d'une 2e racine du trijumeau. Nous rappellerons que, pour VAN WYHE (1882), la première poche branchiale a pris la place de la 2e, avortée; le neuromère intermédiaire représenterait ainsi la trace d'un segment primitif disparu.

Dans la région couverte par le placode auditif nous trouvons maintenant trois divisions du rhombencéphale. Entre le neuromère du facial et celui du glosso-pharyngien, déjà présents aux stades G et H, vient s'intercaler un neuromère que nous désignerons comme celui de la VIIIe paire, sans pouvoir, en dehors des coupes, donner à cette désignation une base anatomique précise. Ce renflement est, chez I², tout à fait distinct et les sillons qui le déterminent en dedans se continuent sur la face dorsale jusque sous la languette d'ectoderme, anormalement soulevée, autour de la cuvette labyrinthique (fig. XXXI). Au début du stade, il est moins apparent, et l'on remarque seulement un allongement considérable de la région intermédiaire aux neuromères des VIIe et IXe paires. Le nerf facial forme un ruban épais qui se dégage sous le bord antérieur de l'oreille et descend dans le deuxième arc. Le renflement de la IXe paire est situé à la partie postérieure du placode acoustique et le nerf qui en part se montre, sur les figures XXVI, XXVII, XXXI, souligné en arrière par un sillon profond, en coup de hache. DORHN (1907, pl. XX,

fig. 4) donne une coupe frontale d'un *Mustelus Vulgaris* de 6 mm., passant par l'oreille, et nous ne voyons, en dedans de celle-ci, que deux neuromères ; mais la coupe passe trop bas, dans sa partie antérieure, pour montrer le neuromère du facial. *L'examen externe permet de prendre du* 4e ventricule, *une vue générale plus complète que n'en peut donner la technique des coupes.*

Le neuromère de la Xe paire apparaît à la fin du stade (fig. XXXI) et l'on voit même, chez l'embryon H (fig. XXVII), l'indication d'un second renflement de la Xe paire. Plus loin, du côté du canal médullaire, il n'existe pas de division segmentaire visible. On aperçoit seulement à la face externe de la moelle, entre les plaques vertébrales, des sillons qui paraissent être le résultat d'une *pression externe* exercée sur la moelle par les tissus mésenchymateux du sclérotome.

N° 6, EMBRYON IIx°, fig. XXXII. $\frac{\text{L.t.}}{\text{L.pp.}} = 2{,}83$.

Observé vivant, il présente un tronc presque rectiligne jusqu'au bord postérieur du pédicule, et un segment post-pédiculaire tourné vers le bas, dont la pointe, balayant le vitellus, se déplace à peine. La propagation des mouvements s'étend jusqu'au bord postérieur du pédicule. Le cœur effectue, toutes les 3 secondes environ, à 17°, un léger mouvement vermiforme, localisé au sinus et à l'oreillette ; la large cavité de celle-ci est visiblement distincte du ventricule inerte.

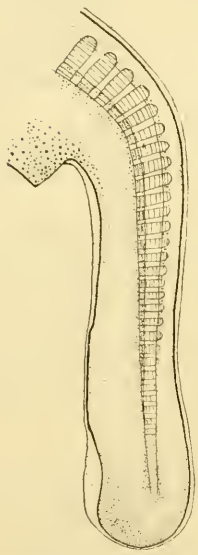


FIG. XXXII. Embryon IIx° fixé (N° 6, Anatomie ; N° 3, Irritabilité, du stade I) $\frac{\text{L.t.}}{\text{L.pp.}} = 2{,}83$. Face latérale gauche du segment post-pédiculaire montrant la largeur de l'ampoule cloacale qui s'étend sur le troisième quart du segment.

Après la fixation dans une solution formolée à 20 p. 100, la longueur totale est de 4 mm. 25, celle du segment post-pédiculaire de 1 mm. 5, de sorte que le rapport de la première à la seconde est de 2,83. L'embryon, pourvu de trois fentes branchiales nettes, est dans le troisième tiers du stade I.

Le 1er myotome bien visible est placé au-dessus et en arrière de la 3e fente ; entre lui et la partie postérieure de l'oreille, il y a largement place pour deux myotomes de même volume ; nous admettons qu'il a le N° 3, mais les deux segments antérieurs supposés ne sont pas reconnaissables extérieurement ; en comptant ainsi, le segment placé juste derrière le cœur est le 8e et c'est le 20e segment qui se trouve

au-dessus du bord postérieur du pédicule. Il existe en tout 44 myotomes. La plupart des myotomes du tronc montent presque à mi-hauteur de la moelle ; mais, à partir du 39e, ils baissent rapidement jusqu'au ras de la chorde.

On voit le canal neurentérique mieux qu'aux stades précédents et il n'y a qu'un détroit léger à son débouché dans le canal caudal ; celui-ci est encore très court. C'est surtout pour montrer la *forme large de l'ampoule cloacale* que la figure XXXII a été dessinée ; en effet, le contact de l'endoderme et de l'ectoderme s'établit sur la longueur des neuf derniers myotomes, tenant plus du troisième quart du segment post-pédiculaire ; il y a un approfondissement en cuvette de l'intestin qui descend au contact de l'ectoderme ; celui-ci ne semble pas modifier cependant sa direction linéaire, et conserve sa paroi transparente en passant au-dessous de l'endoderme.

N° 7, EMBRYON IIa^1 $\frac{\text{L.t.}}{\text{L.pp.}} = 2{,}65$

Examiné vivant, il montre très nettement trois fentes branchiales fermées. On cherche à définir le nombre des myotomes occipitaux ; vus dorsalement et un peu de côté, sous un éclairage oblique, deux sont visibles entre l'oreille et la 3e fente ; on les retrouve à l'examen latéral en transparence. Derrière la 3e fente, un 3e segment musculaire peut être délimité ; il est suivi, sur la rampe cervicale descendante, de 4 segments très apparents, dont les cloisons intermétamériques sont parfaitement dessinées. On peut donc considérer comme 8e myotome le 1er post-cardiaque, sus-pédiculaire. Le pronéphros naît exceptionnellement un myotome plus avant, à gauche (9e) qu'à droite (10e), comme chez I^2, fig. XXX. L'oreille est toujours en forme de large cuvette. Les sacs cœlomiques extra-embryonnaires sont bien apparents ; ils dépassent en avant le bord antérieur du pédicule, de chaque côté du cœur, comme chez le N° 5 (fig. XXIX). En arrière du pédicule, la cavité cœlomique, tubulaire, est gonflée ; cela semble naturel puisqu'elle est en communication avec les sacs extra-embryonnaires distendus (BALFOUR, M. E., vol. IV, pl. II, fig. 8).

Le cœur présente trois cavités distinctes : le sinus et l'oreillette, larges, l'entonnoir ventriculo-bulbaire plus étroit et allongé. Il bat toutes les 5 à 6 secondes à 16° ; l'oreillette se contracte, 1/6 de seconde environ après le sinus, mais l'onde ne se propage pas sur toute la longueur de la région ventriculo-bulbaire et *s'arrête à son premier tiers.*

Après fixation au liquide de Bouin pendant 3 heures, on constate que

le conduit pronéphrétique, ou tube archinéphrétique, se prolonge au delà du pronéphros jusqu'au tiers postérieur du pédicule. A la tête, on aperçoit le nerf trochléaire ou pathétique, qui va rejoindre le nerf ophthalmique profond du trijumeau. On ne voit pas la IIIe paire et on ne distingue pas encore la fossette nasale.

Le segment post-pédiculaire mesure 1 mm. 06, le pédicule a une longueur de 1 mm. 20 et la tête une longueur de 1 mm. 45. Ces indications classent l'embryon à la fin du stade I.

3° Comparaison avec les types classiques.

I. *Le type de* Balfour. C'est l'embryon N° 3, S[1], qui ressemble le plus à celui de la figure de Balfour (1876, M. E., pl. VIII, fig. 1), mais la fixation que nous avons faite sur place le montre plus droit et naturellement placé entre les sacs cœlomiques latéraux. Le type de Balfour présente une courbure, à concavité ventrale, qui est une véritable déformation. D'après les longueurs relatives des segments, mesurés sur la figure qui le représente, le type Balfourien ne serait pas encore arrivé à la moitié du parcours de l'étape I. Cependant rien ne peut être affirmé puisqu'il s'agit d'une autre espèce, *Pristiurus*. Nous sommes entièrement d'accord avec Balfour pour tous les caractères anatomiques qu'il attribue au stade. Par contre, au point de vue physiologique, il n'aperçoit que très tard, au stade I (M. E. p. 291), le début des mouvements que nous avons trouvés chez *Scylliorhinus canicula*, dès la fin du stade G.

II. *L'embryon des* Ziegler, dit « intermédiaire » aux stades I et K, étant parvenu, en réalité, à la 3e étape du stade K, comme nous le verrons dans un prochain mémoire, nous n'en parlerons pas ici.

II. — Analyse du mouvement

N° 1 et 2, Embryons D et E (fig. XXIV et XXV) (p. 375) ; N° 3, Embryon SI (fig. XXVI et XXXIII) (p. 376) ; N° 4, Embryon H (fig. XXVII et XXXIV) (p. 377) ; N° 5, Embryon I[2] (fig. XXVIII et XXXI) (p. 378) ; N° 6, Embryon h (fig. XXXV) (p. 378) ; N° 7, Embryon BI' (fig. XXXVI) (p. 380) ; N° 8, Embryon *z* (p. 382) ; N° 9, Embryon SB*a*[1] (p. 383) ; N° 10, Embryon SB*a*[2] (fig. XXXVII) (p. 384) ; N° 11 ,Embryon SB*a*[2] (fig. XXXVIII (p. 385).

Nous décrivons d'abord les mouvements des 5 premiers embryons qui viennent d'être étudiés anatomiquement. Nous donnons ensuite l'observation de 6 embryons, dont les trois premiers ont été élevés à plus haute température que les trois suivants. Le degré de leur croissance est marqué par le rapport L.+. : L.pp. dont la valeur décroît de 4 à 2, 50, pendant le stade I, à mesure que s'avance le développement.

Nos 1 et 2, EMBRYONS E et D, fig. XXIV et XXV. Coque ouverte. Température 20°. $\frac{\text{L.t.}}{\text{L.pp.}} = 3{,}88$ et $3{,}5$.

Ces deux embryons, d'âge très voisin, présentent les mêmes réactions.

29 juin 1914, 12 *heures. Rythme.* On observe plusieurs attitudes successives, qui durent, chacune, plusieurs minutes ; c'est la preuve d'une égalisation remarquable des deux rythmes latéraux, malgré la température élevée. Chaque révolution comprend 6 temps. Les combinaisons suivantes sont notées :

a) La tête, déplacée par la contraction, revient en détente passive à la ligne médiane ; à ce moment, survient la contraction opposée qui emporte tout de suite la tête en sens inverse ; elle est suivie d'un retour passif, puis d'une pause qui égale la durée d'un déplacement unilatéral complet. La formule du rythme est : 1, D ; 2, r ; 3, G ; 4, r ; 5, 6, P.

b) Un temps de pause s'intercale entre chaque mouvement d'aller et retour, au 3e et au 6e temps.

c) Les deux contractions se suivent immédiatement, sans interposition d'une détente ; mais la pause, après le retour passif du 2e mouvement, s'allonge à 3 temps.

d) Parfois, d'une manière anormale, surviennent trois contractions consécutives : mais la température dépasse alors 20°.

Attitude de flexion maximale. La déviation céphalique est de 40° environ ; le segment post-pédiculaire est entraîné mécaniquement ; la courbe sus-pédiculaire se prolonge jusqu'au 18e métamère du tronc. Il existe, avec le déplacement latéral, une *inclinaison dorsale céphalique très prononcée, et un commencement d'inclinaison dorsale du segment postérieur, vers le centre de courbure.*

16 *h.* 30. Les perturbations du rythme sont plus fréquentes et les séries de chaque combinaison moins longues ; on assiste à quelques répétitions de la contraction précédente, aussitôt après le retour passif ; ces troubles coïncident encore avec une élévation légère de la température au-dessus de 20°.

17 *h.* 30. Fixation de l'embryon D, pendant 30 minutes, au mélange de Formol à 20 p. 100 et de liqueur de Zenker ; il se produit avant la mort une dizaine de mouvements très vifs et subintrants, exécutés d'un côté à l'autre, sans aucune pause intermédiaire (fig. XXV).

19 *heures.* Fixation de E, 20 minutes au F-Z (fig. XXIV).

N° 3, Embryon SI fig. XXVI et XXXIII. Coque ouverte. Température 18° C. $\frac{\text{L.t.}}{\text{L.pp.}} = 3{,}4$.

10 juin, 16 *heures*. Reçu de Roscoff à 15 h. 30, il est aussitôt examiné. En prenant pour 7e myotome la seconde protovertèbre placée au-dessus du pédicule et qui marque le bas de la rampe cervicale, on compte 40 myotomes. La silhouette a été dessinée sur le vivant (fig. XXXIII); on y voit que la tête et la queue sont relevées nettement au-dessus du vitellus, un peu plus que ne le montre, pour l'étude anatomique, la figure XXVI, faite après la fixation.

Attitude de flexion maximale. On a indiqué par un pointillé l'aspect

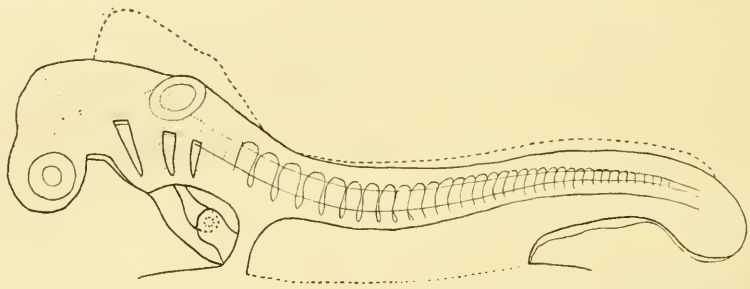


Fig. XXXIII. Embryon vivant SI (N° 3, Anatomie et mouvement stade I) $\frac{\text{L.t.}}{\text{L.pp.}} = 3{,}4$. Face latérale gauche, vue après ouverture de la coque. En pointillé, l'indication du mouvement droit. (Voir fig. XXVI le dessin de la même face sur l'embryon fixé.)

de l'embryon en contraction D ; on voit ainsi que le fond de la courbe est reporté sur le tronc un peu en arrière du bord antérieur du pédicule au niveau de la 7e protovertèbre ; les contractions les plus fortes se passent au niveau des myotomes les plus larges, 6e, 7e, 8e, 9e, 10e. Le segment postpédiculaire se déplace légèrement vers la tête fléchie. Le segment postérieur de la courbe semble se prolonger jusqu'au 18e myotome ; cependant, sous un grossissement de 35 fois (a^3 + Oc. II) du binoculaire de Zeiss, on n'a pu suivre le resserrement musculaire que jusqu'au 16e segment post-auriculaire. Au delà, le corps rectiligne, ou même concave en sens inverse, est entraîné mécaniquement.

Rythme. Les modes habituels des combinaisons motrices se succèdent régulièrement ; le cabrement caractéristique de la conjonction alterne, au moment voulu, avec les mouvements de va-et-vient.

Le cœur, dont on voit très bien l'oreillette, le ventricule et l'orifice auriculo-ventriculaire, *ne montre aucun battement.*

N° 4, Embryon H, fig. xxvii et xxxiv. Coque ouverte. Température 20° C. L.t. : L.pp. = 3,07.

30 juin 1914, 11 *heures*. Immédiatement après l'ablation de la glaire qui entoure l'embryon, on remarque quelques troubles du rythme, comme par exemple, des reprises de la contraction G avant la contraction D ; ils peuvent être mis sur le compte d'une excitation anormale provoquée par les manœuvres de déblayement. Le mouvement se régularise ensuite ; chaque combinaison bilatérale persiste alors plusieurs minutes et ne passe à la suivante qu'après une longue suite de mouvements transitionnels.

La courbe du segment postérieur s'étend ; elle va presque jusqu'au 1/3 postérieur du corps, c'est-à-dire jusqu'au bord postérieur de l'attache vitelline ; la course passive du segment post-pédiculaire, entraîné dans la flexion, est plus grande qu'au stade H. Le fond même de la courbure a reculé ; il n'est plus au sommet du pli de coudure céphalique, mais reporté en arrière dans le 2e quart de l'embryon, vers les 9e et 10e métamères, de sorte que le diagramme de l'axe du corps, au maximum de flexion, devient celui de la figure xxxiv ; on voit, en *pl. c.*, la place de la coudure céphalique et, en *f. c.*, le maximum de la courbe ; la ligne pointillée transversale ajoutée en arrière, *v. m.*, représente la ligne jaune rougeâtre de la veine vitelline circulaire (Randsinus) dont les deux parties latérales rejoignent au niveau du bord postérieur du pédicule, les veines sous-intestinales. Il n'existe pas de torsion axiale du segment post-pédiculaire pendant le mouvement.

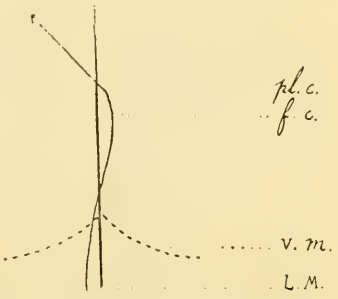


Fig. xxxiv. Embryon vivant H (N° 4, Anatomie et mouvement du stade I) $\frac{\text{L.t.}}{\text{L.pp.}}$ = 3,07. Diagramme de l'attitude de flexion maximale G ; pl. c., pli céphalique ; f. c., fond de la courbe ; v. m., place de la veine marginale sur le vitellus sous-jacent ; L. M., ligne médiane dans l'attitude de repos.

Le cœur bat ; mais on n'aperçoit que des ondes assez irrégulières de rythme et faibles d'ampleur, à direction antérieure, sans propulsion d'éléments figurés ; pour mieux l'examiner, on isole une petite plage quadrilatère de blastoderme contenant l'embryon en son centre, puis on la porte au fond d'une cuvette ; on tourne ensuite l'embryon sur le flanc gauche pour l'examiner par transparence. Le tube cardiaque, contourné, présente deux parties : l'atrium en arrière, le ventricule fusiforme en avant.

N° 5, Embryon I², fig. xxviii à xxxi. (N° 2 stade G et N° 3 stade H). Coque fermée, puis ouverte. Température 18° C. L.t. : L.pp. = 2,93.

13 juin, 17 *heures*. Il est maintenant à 45 heures du début des mouvements. Le corps, dans son quart postérieur, est tordu vers la gauche. Il n'y a pas seulement torsion à gauche du segment post-pédiculaire, mais *formation d'une crosse ventrale* qui abaisse l'extrémité au contact du vitellus, l'y laisse traîner et cause des retours incomplets de la queue à la ligne médiane. Les battements sont rapides, sur un rythme de 6 temps, et chacune des combinaisons motrices comprend 4 à 5 oscillations bilatérales.

14 juin, 11 *heures* (72 heures après la première contraction). On sort l'animal de la coque et on le dessine vivant (fig. xxviii, Voir *Anatomie*). On observe que la contraction se propage jusqu'au bord pédiculaire postérieur, c'est-à-dire jusqu'au 20e métamère environ. Le début de la contraction se fait derrière les premiers myotomes sus-pédiculaires et le pli de flexion de la tête (fig. xxxiv, *p. l. c.*), comme chez l'embryon précédent, ne forme pas le fond de la courbe ; l'initiative du mouvement, comme nous l'avons déjà remarqué au stade H, appartient à des myotomes d'autant plus postérieurs que l'âge est plus avancé.

On enlève l'embryon avec une plage de vitellus, on le renverse sur le côté et on lui *extirpe la moelle sur l'espace de* 4 *protovertèbres* 9e, 10e, 11e et 12e ; on constate, et nous en verrons les conséquences dans la partie expérimentale, que cette ablation *n'empêche pas le mouvement de se propager des myotomes* antérieurs aux myotomes postérieurs, par delà la brèche nerveuse ; mais au bout de 3 minutes, l'embryon ne bouge plus. Cet effet de la blessure sera expliqué au chapitre de l'*Irritabilité*, On le fixe aussitôt au formol à 20 p. 100. Cet embryon est parvenu à la 2e moitié du stade I et voici seulement 3 jours, à 18°, qu'il est mobile ; il nous sera fort utile pour déterminer plus loin la durée du stade.

N° 6, Embryon *h*, fig. xxxv. Coque ouverte. Température 18° à 19° C. $\frac{\text{L.t.}}{\text{L.pp.}} = 2,8$.

1er août, 9 *h.* 30. L'embryon est à 60 heures environ du début des mouvements. Après ouverture dorsale de la coque et ablation des glaires qui le recouvrent, il apparaît très transparent, comme soulevé sur un remblai fusiforme, entre deux fosses plus sombres, bordées elles-mêmes d'un petit talus blanchâtre. La disposition est à peu près la même que

celle de l'embryon I^2, figure XXVIII, dont le support pédiculaire est devenu plus dilaté et plus saillant après son isolement du vitellus.

Les sacs coelomiques extra-embryonnaires, gonflés de liquide, sont aussi développés ; mais ils dépriment le vitellus sous-jacent ; leur paroi, restée en place, est transparente, presque invisible, et l'on aperçoit, à travers la cavité cœlomique remplie d'un clair exsudat, l'ombre portée dans la fosse qu'elle s'est creusée sur la boule vitelline.

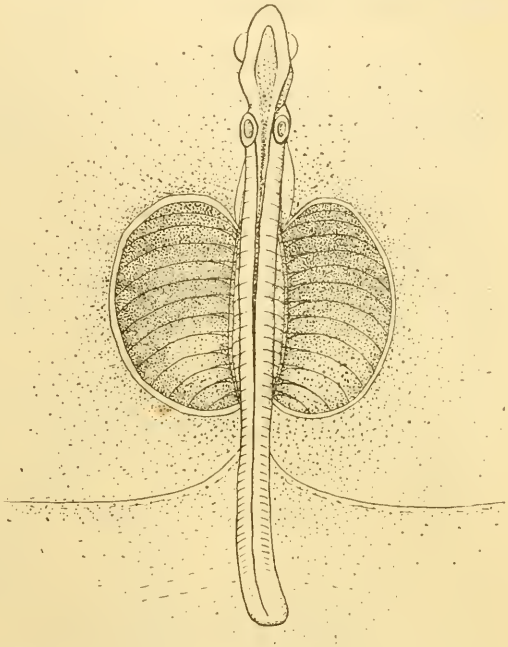


FIG. XXXV. Embryon vivant *h* (N° 6, Mouvement du stade I) $\frac{L.t.}{L.pp.} = 2,8$. Aspect de la face dorsale regardée à jour frisant, après ouverture de la coque. Les sacs coelomiques transparents et gonflés de liquide, creusent deux fosses latérales sur la boule vitelline, où la lumière presque horizontale ne pénètre pas. La veine marginale postérieure est indiquée sur le vitellus.

Derrière le bord postérieur du pédicule, en arrière de l'approfondissement vitellin d'origine cœlomique, on constate une surélévation transversale légère du blastoderme sous l'aspect d'une bande de couleur blanche, perpendiculaire au segment postérieur de l'animal qui la surplombe ; elle présente, au moment où elle passe sous le segment postérieur de l'embryon, une avancée vers le pédicule. Cette bande surélevée, appuyée de deux petits remblais jaunâtres, constitue l'ébauche postérieure du sinus veineux circulaire de la région vitelline (RUCKERT, **1906**, p. 1114, fig. 785 et 792).

Le mouvement du corps est très régulier et très vif, il s'exécute sur un rythme de 4 temps et les combinaisons motrices sont réglées par un retard faible et constant de G sur D ; chacune des combinaisons se répète 5 fois environ avec les transitions habituelles ; la conjonction complète n'est jamais que passagère, et le cabrement sans déviation latérale, qui la caractérise, se produit rarement dans le tour du cycle ; il est presque toujours accompagné d'oscillation latérale. Nous observons, en conséquence,

la suite habituelle DG, D et G, GD puis G-D. Au moment de la coïncidence des contractions, on ne constate ni hésitation, ni recul vers la combinaison antécédente.

N° 7, EMBRYON Bl^1, fig. XXXVI (N° 6 au stade H). Coque fermée, puis ouverte. Température 20° C. $\frac{\text{L.t.}}{\text{L.pp.}} = 3,15$.

13 août, 9 *heures* (49e heure du mouvement). Le mouvement bilatéral s'effectue suivant un rythme précis, en ce sens que l'orientation des changements, dans la série des combinaisons motrices, révèle encore une révolution D un peu plus longue que la révolution G ; le retard de D est même aujourd'hui plus accentué, car au lieu de compter 10 à 15 mouvements oscillants par attitude définie, on n'en constate le plus souvent que 2 ou 3 ; la transformation des combinaisons est donc rapide et les oscillations, qui se succèdent, diffèrent toutes visiblement entre elles ; néanmoins, la régularité des changements est telle que leur prévision est des plus aisées ; voici la succession enregistrée à deux reprises, *a* et *b* ; chaque tour de cycle est inscrit sur une ligne horizontale, qui doit être lue de gauche à droite :

	Boiterie	Conjonction	Boiterie inverse	Egalisation
a)	D G, 3 ;	D-G, 2 ;	G D, 3 ;	G et D, 2 ;
	D G, 3 ;	D-G, 2 ;	G D, 3 ;	G et D, 2 ;
	D G, 2 ;	D-G, 2 ;		
b)	D G, 3 ;	D-G, 2 ;	G D, 2 ;	G et D, 4 ;
	D G, 3 ;	D-G, 2 ;	G D, 3 ;	G et D, 2 ;
	D G, 3 ;			

On ne constate aucune hésitation dans le passage de la conjonction complète ; celle-ci manque parfois ; dans ce cas, on passe d'emblée d'une boiterie DG caractérisée, à une conjonction incomplète, voisine de la boiterie inverse GD, et dans laquelle D se trouve déjà en arrière de G. Les nombres donnés dans les séries inscrites sont approximatifs ; ainsi toutes les rencontres D-G sont marquées du chiffre 2 ; ces 2 combinaisons peuvent être soit une immobilisation complète, soit seulement une annihilation partielle ; le chiffre 2 indique donc seulement que, pendant le temps de deux révolutions bilatérales coïncidentes, le déplacement latéral a été extrêmement réduit ou tout à fait nul, relativement aux mouvements précédent et suivant.

Chaque révolution dure une seconde environ. Le diagramme de la figure XXXVI indique l'aspect de la contraction D; la déviation de la tête est de 40° : la contraction peut être suivie jusqu'au 1/3 postérieur de l'animal, c'est-à-dire jusqu'au segment post-pédiculaire. La queue ne suit pas tout entière l'orientation de la moitié postérieure de la courbe, car son extrémité reste en arrière ; mais le bord postérieur du pédicule ne fait pas frein sur elle.

L'embryon montre une crosse caudale fortement inclinée vers le bas ; c'est qu'il n'a pas été fixé en place, mais sur une simple plage isolée de blastoderme vitellin ; on voit les inconvénients d'une telle fixation : le bout caudal a été porté plus bas que dans la réalité ; cependant la forme même du diagramme révèle qu'il se produit sur le vitellus un léger frottement, qui limite le transport de l'extrémité.

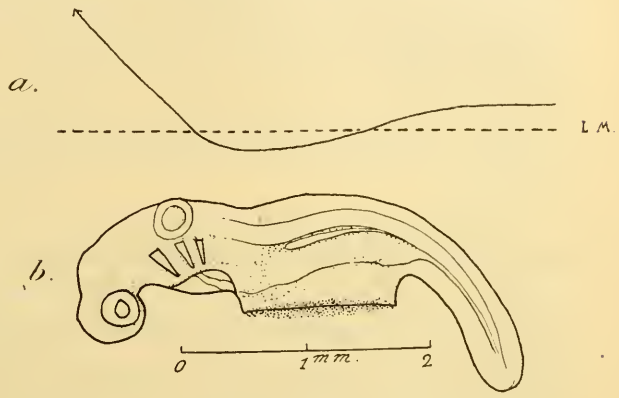


FIG. XXXVI. Embryon Bl' (N° 7, Mouvement du stade I) $\frac{\text{L.t.}}{\text{L.pp.}} = 3{,}15$.
a) diagramme de la courbe de flexion maximale D ; L. M. ligne médiane ; *b*) face latérale gauche après la fixation.

La déviation de la tête n'est pas inférieure à celle de la partie antérieure de la courbe sus-pédiculaire, comme au stade H (Embryon *z*, N° 4, fig. XX); la raison en est que le *lien pédiculaire est plus relâché.*

13 août, 11 *heures* (51e heure de la motilité). Après ouverture de la coque et ablation de la glaire, on étale l'œuf sur le fond de la cuvette et on retourne le gâteau vitellin jusqu'à ce que l'embryon se présente latéralement : on l'examine alors par transparence.

Le cœur ne bat pas ; cependant les manœuvres de dégagement de l'embryon n'ont duré que 3 minutes et il y a une minute seulement que l'animal, sorti de la glaire, est au contact de l'eau de mer. Peut-on soupçonner celle-ci d'avoir agi déjà sur le cœur, à travers la paroi du corps et d'être nocive aussi rapidement à son fonctionnement, alors que, sous la même influence, les contractions myotomiques continuent de se produire avec leur cadence rythmique, et sont même plus fortes et plus rapides qu'auparavant. Les battements cardiaques, s'ils avaient existé, auraient

subi probablement la même amplification. Nous jugeons donc que la contraction cardiaque n'a pas encore paru. L'aspect du cœur est celui d'un tube légèrement contourné, à extrémité postérieure auriculaire élargie.

Caractères anatomiques. L'embryon (fig. XXXVI), fixé 20 minutes à la solution J. de LAGUESSE, montre nettement 3 fentes. La silhouette, dessinée après fixation, permet de voir la longueur relative du segment postpédiculaire ; redressé, il a 1 mm. 20 ; la longueur totale est de 3 mm. 78. Le rapport L.t. : L.pp. = 3,15 ; d'après ce chiffre, l'embryon doit être classé dans le second tiers du stade I, entre le N° 3 (fig. XXVI) et le N° 4 (fig. XXVIII). Il a effectué sa croissance plus vite que les autres embryons décrits, en raison de la température très élevée (20°) à laquelle il a été soumis.

N° 8, EMBRYON *z* (N° 4 au stade H). Coque fermée. Température : 16-18° C.

15 juillet, 10 *heures* (66 heures après le début de la motilité). Les mouvements de flexion latérale se transmettent à peine à la région postérieure du corps, en raison de l'amarre serrée du pédicule ; cependant, on commence à apercevoir une légère déviation de la crête dorsale du côté contracté, dans la région située au-dessus du bord postérieur du pédicule. Les mouvements céphaliques sont très vigoureux ; ils s'exécutent sur un rythme de 4 et de 6 temps et comprennent toutes les combinaisons déjà citées. On ne remarque aucune irrégularité, mais la différence des rythmes opposés est d'abord assez grande pour ne donner que deux ou trois attitudes semblables par combinaison. Le déplacement latéral de la tête s'accompagne toujours d'une forte inclinaison du bord dorsal, du côté où se produit la contraction.

La variété de mouvement la plus curieuse apparait un peu plus tard, dans les claudications rapprochées de la conjonction ou, pour mieux dire, dans les premières conjonctions incomplètes ; c'est un déplacement de *circumduction céphalique*, où le mouvement latéral se combine avec le cabrement ; par exemple, dans la combinaison DG, la tête s'élève d'abord, en même temps qu'elle se dévie à D, puis elle se transporte très vite à G, retombe alors sur le vitellus et revient à la ligne médiane ; après la conjonction, la circumduction se fait en sens inverse. Elle se reproduit 5 à 6 fois avant que le simple mouvement latéral de claudication ne réapparaisse.

La propagation de la contraction est très visible ici parce que la déviation postérieure est réduite par une attache pédiculaire serrée ; on

peut la suivre jusqu'au 1/3 postérieur du corps, c'est-à-dire jusqu'au bord postérieur de l'attache vitelline.

16 juillet, 12 *heures* (92e heure du mouvement). Les contractions ont présenté, durant les dernières 24 heures, une très grande régularité, sur un rythme de 4 temps. Le passage à la conjonction s'accompagne encore de mouvements de circumduction, avant et après la rencontre complète ; celle-ci provoque un cabrement directement vertical.

15 *heures* (95e heure du mouvement). L'embryon se tient légèrement incliné sur le côté gauche. La valeur angulaire de la courbe que fait la tête fléchie avec le reste du corps est d'environ 90° ; la moitié postérieure est cependant très retenue encore par le pédicule, dans la région contractile et ne présente qu'une oscillation légère, de même sens que la tête, à chaque contraction. L'onde propagée s'aperçoit jusqu'au 1/4 postérieur du corps, c'est-à-dire jusqu'au 24e métamère environ. A ce moment l'embryon est passé au stade K.

N° 9, EMBRYON SBa^1 (N° 10 au stade G ; N° 7 au stade H). Coque fermée, température moyenne 12° C.

11 décembre, 11 *heures* (5 jours 2 heures après le début du mouvement). Il bat d'une façon rythmique des deux côtés, à 12° C., sur 10 temps environ.

1° *On provoque un refroidissement de* 4 *degrés* (de 12° à 8°), en une demi-heure, en chambre froide. Les phénomènes consécutifs peuvent se résumer ainsi :

1° Pendant la période de transition, les battements deviennent moins fréquents, se ralentissent et se reproduisent différemment pour chaque côté. La contraction G revient plus souvent que la D, à des *intervalles inégaux*, comprenant de 15 à 40 temps, l'unité de temps étant, comme d'ordinaire, mesurée par la durée de la contraction elle-même. La bande musculaire D a une révolution plus lente ; elle ne bat pas toujours une fois dans l'intervalle de deux battements G ; son indépendance se révèle encore par la survenance de sa contraction à n'importe quel moment de la révolution G.

2° *Le maintien de la température* à 8° détermine une régulation progressive des battements de chaque rangée myotomique, qui ne parvient cependant pas à égaliser complètement les rythmes ; la contraction G se renouvelle un peu plus vite que la D, et l'on compte maintenant 30 temps environ pour chaque révolution.

N° 10, EMBRYON SBa^3. fig. XXXVII (N° 12 au stade G). Coque fermée. Température : 16° C.

16 janvier, 9 *heures* (5 jours, 18 heures, depuis le début des mouvements). La température moyenne, depuis le 11 janvier, a été de 15°. L'examen actuel est fait à 16°. Le rythme a lieu sur 6 temps ; chaque révolution dure deux secondes environ ; la vitesse réciproque des rythmes change souvent au moment des conjonctions, de telle sorte que la succession des combinaisons motrices se fait à ce moment suivant un ordre différent ; la suite des attitudes est renversée ; à une série DG, D et G, GD, caractéristique d'un retard de G sur D succède une série GD, G et D,

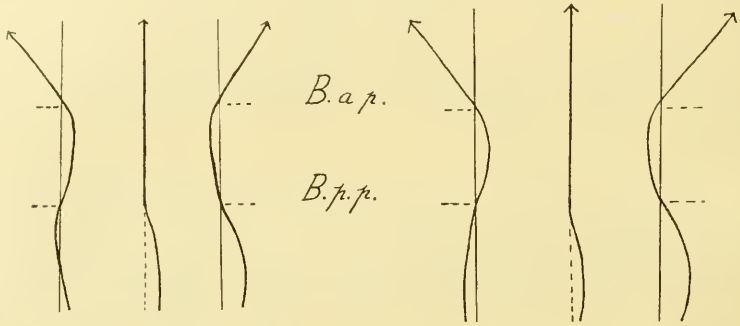


FIG. XXXVII. Embryon vivant SBa^3 (N° 10, Mouvement du stade I) 5 jours 18 heures après le début du mouvement, à 15°.

FIG. XXXVIII. Embryon vivant SBa^2 (N° 11, Mouvement du stade I) 5 jours 19 heures après l'apparition du mouvement, à 15°. Diagrammes des attitudes de repos (au centre) et de contractions (sur les côtés). Au repos la ligne axiale est tenue par la tête et la partie pédiculaire du tronc; le segment post-pédiculaire est dévié sur la droite ; *B. a. p.*, bord antérieur du pédicule; *B. p. p.*, bord postérieur du pédicule.

DG, indiquant un retard de D sur G.

Au repos, l'embryon, bien dressé sur le vitellus, ne se montre pas complètement rectiligne (fig. XXXVII) ; en effet, le segment post-pédiculaire reste passivement dévié sur la droite. Il ne donne pas non plus toute sa longueur en projection verticale ; car il commence à se recourber en crosse à son extrémité ; le crochet terminal s'aperçoit dans l'attitude de repos et dans la courbe D, mais il n'est pas apparent dans la courbe G. En contraction maximale, la tête se dévie latéralement, de 40° environ, par rapport à la position axiale de repos. La courbe n'est pas régulière (fig. XXXVII) ; il se produit un angle très net à la partie postérieure du segment céphalique et cet angle est reporté, en deçà de la ligne axiale, du côté opposé à la région contractée, avec tout le fond de la courbe. Ce fond est aplati et correspond à toute l'étendue de la région pédiculaire. La courbe vient

rejoindre la ligne axiale au niveau du 1/3 postérieur du corps. La disposition des diagrammes de contraction et leur comparaison avec les figures XXVII et XXIX, qui représentent des embryons de même âge, montre nettement que la partie moyenne du corps, placée à l'intérieur de la courbe, donne la longueur de l'attache vitelline.

La région post-pédiculaire ne prend pas, des deux côtés, la même attitude dans la contraction. Elle est entraînée passivement dans les deux cas, mais à D son déplacement accentue une déviation qui existe déjà au repos, tandis qu'à G la déviation tend à être redressée. De ce côté, l'extrémité n'est même pas transportée jusqu'à l'axe médian ; le bouton terminal, pointant dans le vitellus, est immobilisé ; la crosse se dresse alors dans un plan vertical, mais la contraction est insuffisante à la rabattre à G. Pendant la flexion D, il n'y a pas qu'un transport latéral ; le frottement du bout caudal sur le vittelus entraîne une rotation longitudinale du segment postérieur qui a pour résultat d'incliner son bord dorsal vers le centre de la courbe : cette rotation fait paraître davantage le crochet terminal de la crosse. Au bout d'une heure de va-et-vient en même place, l'extrémité caudale a creusé sur le vitellus une rainure, dans laquelle elle joue librement et l'on observe alors une déviation latérale égale des deux côtés.

10 *heures*. Par suite d'examens répétés la température est montée lentement à 20°, sans provoquer d'autre changement, dans le rythme, qu'une plus grande rapidité d'allure (4 temps au lieu de 6). A un grossissement de 20 diamètres, on perçoit l'ondulation qui se propage jusqu'au seuil du segment post-pédiculaire. Dans la flexion G, le changement d'orientation de la courbe, au niveau du bord pédiculaire postérieur (diagramme de fig. XXXVII), délimite assez nettement les territoires de contraction et d'inertie. Du côté D on observe que la dernière partie du segment pédiculaire en se contractant courbe *davantage* le segment postérieur inerte et libre que le segment pédiculaire ; *nous apercevons ainsi, pour la première fois, un angle de flexion à la partie postérieure du pédicule.*

L'essai de mesurer les dimensions de l'embryon enfermé dans la coque, au moyen d'une règle de verre placée à l'extérieur, donne une longueur approximative de 5 mm. 5.

N° 11, EMBRYON SBa^2. fig. XXXVIII. (N° 11 au stade G). Coque fermée. Température : 16° C.

16 janvier, 10 *heures* (5 jours, 19 heures, après le début du mouvement, à une température moyenne de 15°).

Attitude de contraction maximale. Le diagramme de la figure XXXVIII indique une courbe de contraction plus forte que celle de l'embryon SBa^3. Les deux diagrammes de SBa^3 et SBa^2 se ressemblent et méritent d'être comparés ; les types de déplacement qu'ils représentent se succèdent dans le développement. La longueur approximative de SBa^2 vivant est de 6 mm. ; elle est donc un peu plus longue que celle de SBa^3 (5 mm. 5). La tête se dévie d'un angle de 45° au lieu de 40°. Le segment post-pédiculaire se déplace davantage ; à D, il arrive à former, avec l'axe longitudinal prolongé, un angle de 30 à 35°, de sorte que les deux parties antérieure et postérieure du territoire contracté forment, entre elles, un angle de 80° environ. Le déplacement de la queue à G est moins prononcé ; son abduction moins grande tient à ce que l'immobilisation laisse le segment post-pédiculaire tourné à D, dans une attitude semblable à la position de repos de SBa^3 ; mais nous constatons aussi que la force d'entraînement latéral est plus grande chez SBa,^{2} que chez celui-ci, puisque, d'une part, la déviation à D est plus étendue et que, d'autre part, à G la queue passe la ligne axiale, en se rapprochant de la tête. Les flexions latérales du segment postérieur s'accompagnent aussi d'une torsion longitudinale due au frottement de l'extrémité sur le vitellus. Nous observons encore que le pédicule est devenu plus lâche ; car ni en avant ni en arrière, sur la courbe de flexion, on ne trouve d'angle vif, et le fond de la courbe se montre plus régulier que chez SBa^3.

Le rythme. Les révolutions ont une durée presque constante ; c'est la contraction D qui généralement avance sur la G. On compte 6 temps pour chacune d'elles, en l'espace de 2 secondes environ. Il existe 4 à 5 oscillations bilatérales par attitude. On remarque parfois un stationnement autour de la conjonction, avec quelques inversions de vitesse dans le renouvellement des contractions, mais le changement d'attitudes, dans le cycle des combinaisons, est toujours momentané. La phase d'égalisation des battements s'inscrit volontiers en 4 temps, sans pause intermédiaire, tandis que les boiteries, par l'indication des pauses qui leur succèdent, rétablissent l'obligation de compter 6 temps.

La température s'élève à 21° et l'on voit apparaître des phases d'arythmie transitoire ; la contraction G se reproduit 2 et 3 fois, avant que ne reprenne la contraction D, et cette répétition s'effectue avant le retour complet de la tête à la ligne médiane.

III. — L'Irritabilité aux agents mécaniques

A. Technique.
B. Observations. — N° 1, Embryon SI (fig. XXVI et XXXIII) (p. 388) ; N° 2, Embryon IIx^2 (p. 388) ; N° 3, Embryon IIx^0 (fig. XXXII) (p. 391) ; N° 4, Embryon IIx' (p. 392).

A. Technique.

On pratique, aux ciseaux, une large ouverture de la coque au-dessus du pôle animal de l'œuf, en tenant horizontalement celui-ci dans la main; on enlève avec une pince la rondelle découpée, sans la faire basculer à l'intérieur, afin d'éviter de contusionner l'embryon; puis, autour de celui-ci, on enlève les glaires qui peuvent gêner la liberté des mouvements et le passage des instruments. On dépose doucement la coque, en nacelle contenant l'embryon, dans une petite cuvette remplie d'eau de mer. En fait d'instruments, on se sert de plusieurs porte-aiguilles montés, d'une pince à mors très étroits et de petites spatules droites ou légèrement coudées à leur extrémité.

Les stimulations ont été faites par deux procédés différents, celui d'une piqûre plus ou moins profonde et celui d'une commotion plus ou moins forte. Nous pouvons les énumérer ainsi, dans l'ordre croissant de leur force.

I. *Avec la pointe de l'aiguille* : contact, frôlement, râclage, pression, écorchure, piqûre cutanée, piqûre profonde.

II. *Avec le plat de l'aiguille*; intercalation de l'aiguille sur le trajet du corps au moment du battement, quand il est à son début ou en son plein; choc plus vif exercé par l'instrument allant à la rencontre de l'embryon; ébranlement violent par détente brusque du plat de l'aiguille, courbée au préalable.

Les piqûres appuyées et pénétrantes ont été pratiquées en soutenant le côté opposé au moyen d'une large spatule ; en effet l'aiguille, si fine soit-elle, repousse l'embryon non adossé et ne perce pas.

A chaque manœuvre d'exploration, a succédé une période de repos suffisante pour que l'effet de l'excitation précédente ait cessé avant l'intervention suivante.

B. Observations.

L'irritabilité a été étudiée chez de nombreux embryons; nous exposons seulement les observations recueillies chez les embryons N°s 3 (*SI*), 6 (*IIx^0*), 7 (*IIx^1*) de l'étude anatomique et un 4e embryon (*IIx^2*) ; les trois

derniers nommés font partie d'une même série mise en élevage en mai 1919, et sur laquelle nous avons confirmé les données précédemment acquises.

L'ordre de description est celui de l'âge, souligné par le rapport $\frac{\text{L.t.}}{\text{L.pp.}}$

N° 1, EMBRYON SI (N° 3, *Anatomie*). $\frac{\text{L.t.}}{\text{L.pp.}} = 3{,}4$, fig. XXVI et XXXIII. Température 18° C.

10 juin 1914, 17 *heures*. On recherche, au moment des pauses, l'excitabilité de la région postérieure du corps. Tout le segment post-pédiculaire se montre inexcitable et, dans le reste du corps, la piqûre même pénétrante est inefficace, sauf au niveau des territoires myotomiques fonctionnels. En avançant d'arrière en avant vers ceux-ci, on constate qu'au niveau du 18e myotome la piqûre détermine une précipitation anormale des mouvements, sans provoquer de réponse tonique ; les déplacements, qui deviennent plus rapides, sont d'ampleur moindre, mais se succèdent d'une façon presque continue. Voici donc un premier point acquis : *toute la zone musculaire contractile est irritable; en dehors d'elle, l'embryon ne répond pas aux excitations.*

N° 2, EMBRYON $II\alpha^2$. $\frac{\text{L.t.}}{\text{L.pp.}} = 3$.

I. Etats anatomique et physiologique.
II. Exploration de l'excitabilité (p. 389) : 1° à la piqûre (p. 389) ; 2° au choc : A, sur la tête (p. 389); B, sur la région myotomique active (p. 390); 3° Effets d'un coup violent sur la tête, avec déchirure de la région cardio-branchiale : résultats immédiat, consécutif, éloigné; déterminisme des phénomènes (p. 390).

26 juin 1919. 9. h. 30. Température : 16° (montée de 1° pendant l'exploration).

I. *Etats anatomique et physiologique.* L'embryon est déréglé pendant trois minutes, après sa mise à nu ; puis les cycles de combinaisons s'établissent, en raison de quatre oscillations bilatérales environ par attitude ; les révolutions sont de 6 temps, en 1 seconde, donc rapides. L'animal est très irritable à toute manœuvre d'attouchement, à tout changement d'orientation ; à leur suite il se dérègle et présente, pendant 5 à 6 minutes, un mouvement unilatéral G ; mais il reprend ses doubles battements cycliques après quelques minutes de tranquillité.

Le cœur ne bat pas encore. L.t. : L.pp., après fixation au formol à 20 p. 100, = 4 : 1,33 = 3. Il se place donc tout près de l'embryon H (fig. XXVII et XXXIV), c'est-à-dire au seuil du troisième tiers du stade I. Ses sacs cœlomiques extra-embryonnaires sont développés à peu près

de la même façon que chez celui-ci ; cependant, en arrière, la dilatation latérale sacciforme ne va pas tout à fait jusqu'au bord postérieur du pédicule et l'on aperçoit son rattachement à la paroi abdominale postérieure, sous la forme d'une ligne inclinée comme chez SI (fig. XXVI).

II. *Exploration de l'excitabilité.* 1° *A la piqûre.* Seul, le territoire myotomique, tant occipital que sus-pédiculaire, est irritable ; il répond à la piqûre, pénétrant les myotomes, par une suite tumultueuse de contractions rapides de toute la bande musculaire piquée ; les renouvellements commencent avant le retour complet de la tête à la ligne médiane ; il n'y a donc aucune pause entre les déplacements ; ceux-ci de *moindre étendue* qu'à l'état normal, sont *deux à trois fois plus nombreux.* Au point piqué survient ou non, en même temps, une contracture localisée, qui céde au bout d'une minute environ, alors que la précipitation des battements, dans le reste de la bande, commence à se calmer. *La bande musculaire voisine n'est pas entraînée dans le renouvellement précipité des contractions* ; elle conserve son rythme ordinaire ; parfois cependant elle paraît accélérer ses battements très légèrement.

On remarque qu'aucune onde à rebours, c'est-à-dire courant d'arrière en avant, ne se produit au moment d'une piqûre postérieure et que l'accélération des battements n'en commence pas moins à la partie antérieure ; car la propagation s'effectue toujours d'avant en arrière, à partir du point de départ habituel de la contraction au 10e myotome.

Les attouchements, grattages, pressions légères ou *même appuyées,* à la surface des territoires contractiles, ne sont pas suivis d'une réponse aussi nette que la piqûre ; ces manœuvres déterminent souvent un accroissement léger de l'activité musculaire et parfois une inversion prolongée dans la vitesse relative des deux rythmes.

2° *Au choc.* A) *Sur la tête.* On pratique trois interventions successives et de plus en plus violentes, avec le plat de l'aiguille. Voici l'état physiologique au moment de l'intervention : le rythme est de 6 temps ; G retarde sur D assez vivement puisqu'il n'y a que deux oscillations doubles environ pour chaque attitude du cycle ; celui-ci se déroule en GD, G-D, DG, D et G.

a) Après le premier DG, au sortir de la conjonction, on intercale l'aiguille sur la ligne médiane, et le sommet de la tête vient la frapper en se déplaçant à G. On ne constate aucune réaction : la propagation G s'effectue en arrière malgré l'arrêt et le choc de la tête, et l'oscillation suivante D et G se produit à son tour sans changement.

b) En cognant la tête avec l'aiguille, portée à sa rencontre au cours d'un mouvement semblable, on n'obtient encore aucune modification du rythme.

c) La tête reçoit le choc violent du plat de l'aiguille, courbée comme un ressort et subitement détendue, sans qu'à la suite de cet ébranlement, le moindre dérèglement, la moindre hésitation se manifestent dans l'exécution des contractions suivantes.

B) *Sur la région myotomique active.* La détente de l'aiguille, courbée, reçue par le bord postérieur du pédicule, provoque un *affolement général des deux bandes musculaires ; cependant la bande G, directement fouettée, a des mouvements plus fréquents que la D,* atteinte probablement d'une manière indirecte à travers la chorde et l'abdomen. On ne constate pas de contracture au point contusionné. Au bout d'une minute environ, la durée des révolutions revient peu à peu à la normale ; les combinaisons cycliques reprennent ; les mouvements restant un certain temps plus vigoureux et plus vite renouvelés qu'auparavant.

3° *Effets d'un coup violent sur la tête avec déchirure de la région cardio-branchiale.* L'aiguille, très fortement courbée au préalable, vient frapper la tête du côté G et *provoque une déchirure large* de la 2e poche branchiale et de la partie antérieure du cœur. On peut classer en deux périodes les phénomènes qui se produisent :

1° *Résultat immédiat.* Contracture des myotomes placés au niveau du bord antérieur du pédicule. accompagnée de trémulations légères du tronc. Ces phénomènes durent une minute environ.

A leur suite on constate une reprise progressive des doubles battements qui, en une minute, reviennent à leur ampleur première.

2° *Résultat éloigné.* Décroissance progressive de l'activité et cessation des mouvements, en l'espace de 30 secondes environ.

Ce n'est qu'une heure et demie après la disparition des battements qu'on les voit réapparaître ; d'abord, les seuls mouvements G reprennent, puis, au bout de 10 minutes, la contraction D survient et les combinaisons motrices se succèdent suivant un cycle déterminé. Chaque contraction, dès sa reprise, présente en effet une révolution d'une seconde environ, et cette durée est conservée malgré l'intensité graduellement croissante du mouvement.

Le déterminisme des phénomènes peut être ainsi établi :

1° La violence du coup sur la tête, en rejetant celle-ci latéralement, détermine un *tiraillement forcé* des premiers myotomes pédiculaires, les

plus actifs, qui se contracturent ; à cette époque, ce sont eux qui commencent la contraction; le reste des myotomes, en partie touché par l'ébranlement, répond par des trémulations légères et rapides.

2° La fin de la contracture antérieure est le signal de la reprise des mouvements de balancement. On voit que, loin de provoquer une inhibition, le coup a déclenché au contraire la réponse la plus active.

3° L'immobilisation est indirecte et tardive ; l'ébranlement, si violent qu'il soit, n'en peut être la cause, comme le prouve, avec évidence, l'intercalation d'une reprise d'activité avant elle et après lui. C'est la blessure même qui la détermine; c'est l'irruption de l'eau de mer à l'intérieur du corps lésé, le changement de composition du liquide intérieur qu'il faut incriminer. Les tissus voisins de la blessure sont les seuls à se mortifier et à devenir opaques, mais tout l'embryon subit les effets de la communication des milieux organique et extérieur. D'autre part, une adaptation aux circonstances se fait avec le temps et le mouvement reprend après une heure et demie d'immobilité. Il semble se rétablir trop vite pour que l'on puisse admettre une cicatrisation complète de la plaie.

Toute intervention opératoire est suivie d'une période semblable d'immobilisation tardive avant le retour définitif du mouvement. L'embryon N° 4, IIx^1, nous montrera un arrêt de même provenance, intéressant en ce qu'il se localise à la bande musculaire blessée. Nous avons exposé déjà, à l'analyse du mouvement, que le N° 5 (I^2) cessa de bouger 3 minutes après l'ablation médullaire des 9e, 10e, 11e et 12e métamères post-auriculaires.

15 *heures*. Fixation au formol à 20 p. 100 ; depuis la 12e heure, abandonné à lui-même, l'embryon n'a pas cessé ses mouvements, mais ceux-ci n'ont pas repris toute l'étendue qu'ils présentaient avant la blessure. L'opacité des tissus, voisine de celle-ci a envahi progressivement presque toute la tête, au moment de la fixation.

N° 3, EMBRYON IIx°. Fig. XXXII (N° 6 *Anatomie*). $\frac{\text{L.t.}}{\text{L.p.p.}} = 2{,}83$.

25 juin 1919, 18 *heures*. Température : 17°. Les antécédents d'élevage ont été normaux, à une température oscillant lentement entre 14 et 20°.

Excitabilité au choc. Au moment où la tête est entraînée rapidement au delà de la ligne médiane par le second déplacement d'une boiterie, on intercale sur son trajet le plat d'une aiguille; l'ébranlement de la tête

et de tout l'animal, par l'arrêt subit et imprévu du battement céphalique, n'a aucune conséquence arythmique; la propagation de l'onde se poursuit, la révolution suivante arrive à son temps et le renouvellement de la contraction opposée ne subit aucune atteinte, de sorte que le cycle des combinaisons motrices se poursuit comme si rien ne s'était passé

Signalons une cause d'erreur possible. Si l'on choisit, pour faire l'expérience, la boiterie qui précède la conjonction, on doit se rappeler qu'un rapetissement normal de l'amplitude des déplacements va survenir du fait de la rencontre prochaine des contractions et ne pas mettre cette diminution d'ampleur sur le compte de l'ébranlement reçu; il est préférable de choisir, pour opérer le choc, la boiterie qui succède à la conjonction et qui va vers une égalisation plus parfaite du balancement (Voir tableaux des figures XIV, XV, XXII).

N° 4, EMBRYON IIx^1 (N° 7 *Anatomie*). $\frac{\text{L.t.}}{\text{L.p.p.}} = 2{,}65.$

. Etat du mouvement avant l'intervention.
II. Irritabilité au choc de la tête (p. 392).
III. Irritabilité au plissement de la région pédiculaire postérieure (p. 393).
IV. Irritabilité à la piqûre : légère, d'un seul côté; plus profonde, dans la région moyenne sus-pédiculaire, et dans la région postérieure (p. 393).
V. Effet tardif des blessures (p. 394).

26 juin, 11 *h.* 30. Température : 16° C.

I. *Etat du mouvement avant l'intervention.* Le fond de la première courbe ne se trouve pas immédiatement derrière le cœur, au niveau du pli pédiculaire antérieur, mais plus en arrière, comme chez I^2 (N° 5) ou SBa^1 (N° 11, fig. XXXVIII); c'est de là que part maintenant le mouvement, de sorte que la différence entre les moments des déplacements maximum de la tête et de la queue tend à s'effacer. *L'embryon manifeste une plus grande excitabilité qu'au début du stade I.* Même en période tranquille, 15 minutes après l'ouverture de la coque, le cycle des combinaisons est fréquemment inversé; cependant la durée des deux révolutions latérales est presque égale, puisque la répétition de chaque attitude s'opère de 5 à 15 fois. Le nombre des oscillations qui composent les attitudes successives du cycle est assez instable.

II. *Irritabilité au choc de la tête.* 11 *h.* 50. Que l'on procède par la seule intercalation de l'aiguille sur le trajet du mouvement, ou qu'on la porte vivement à sa rencontre, on ne détermine aucun changement appréciable dans la suite des combinaisons ; la durée relative des deux rythmes n'est pas changée.

14 *heures.* Température : 15°,5 C. On constate le même état physiologique avant l'exploration et la même absence de réaction au choc de la tête ; une seule fois se produit une inversion ; mais, comme elle existe aussi sans motif expérimental, je la considère comme une coïncidence fortuite.

III. *Irritabilité au plissement de la région pédiculaire postérieure.* Avec une spatule, on coude le segment post-pédiculaire, vers la G, à angle droit sur le pédicule, en l'élevant au-dessus de celui-ci. La réponse est positive ; il survient un dérèglement des rythmes et particulièrement du D, qui se précipite.

Une flexion plus directement latérale, opérée au bout de quelques minutes de répit, détermine encore un accroissement de fréquence, accompagné d'une diminution d'ampleur des mouvements, sans que cette fois la répétition soit plus rapide à D.

On remarque que la flexion n'a d'effet que si elle intéresse les myotomes du bord pédiculaire et si elle détermine leur tiraillement excessif ; *elle ne donne aucun résultat si elle porte en arrière du pédicule*, c'est-à-dire sur des myotomes inertes ; elle exerce plus d'action si le segment est tiré vers le haut, en même temps que courbé latéralement. On peut déduire de ces faits que seuls les myotomes déjà fonctionnels sont irritables à la traction et que leurs réactions, communiquées à toute la bande myotomique dont ils font partie, sont d'autant plus vives qu'ils sont plus tiraillés.

IV. *Irritabilité à la piqûre.* 14 *h.* 30. La piqûre profonde de la queue et du tronc dans le segment post-pédiculaire et la piqûre profonde de la tête ne donnent aucune réponse positive ; le râclage, par la pointe de l'aiguille, de la peau qui couvre le territoire musculaire actif n'apporte que le très léger surcroît d'activité générale obtenu par tout attouchement de cette zone ; la pression d'une aiguille peu piquante, assez forte pour déprimer visiblement un myotome contractile, pendant 30 secondes, n'est suivie d'aucune accélération du rythme dans le muscle correspondant.

Avec une aiguille très fine on arrive à traverser la peau jusqu'au muscle. Mais l'absence de réponse aux pressions, attouchements, raclages, opérés précédemment, justifie l'emploi d'une spatule large pour soutenir le côté opposé à la piqûre et faciliter la pénétration mesurée de l'aiguille ; car elle ne peut causer de troubles. Voici les résultats d'interventions isolées et successives, faites à D par ce procédé :

a) Une légère piqûre d'un myotome D du bord pédiculaire postérieur provoque une *répétition plus fréquente de la contraction* D qui se renouvelle deux fois pendant la révolution G, *dont la durée ne change pas.* On n'observe, au moment de la piqûre et pendant la phase d'accélération des mouvements, aucune vague de contraction qui remonte à rebours, du point piqué vers le « myotome initiateur » situé dans la région pédiculaire antérieure.

b) La piqûre de la région myotomique sus-pédiculaire D, engendre un rythme très vif de toute la bande piquée, mais entraîne aussi un renouvellement plus rapide de la contraction du côté G, dont le muscle a été irrité peut-être par les battements tumultueux de la bande D.

c) Une piqûre plus profonde, dans la région pédiculaire antérieure, provoque, au point lésé, une contracture qui courbe la tête à D et, pendant une minute, la tient couchée de telle sorte qu'on n'aperçoit que la face latérale G de l'extrémité antérieure, recourbée en crochet. Pendant ce temps, *aucune ondulation* D *ne se produit* ; *tandis qu'à* G, *le battement habituel continue, réduit par la déformation, mais survenant en temps normal, sans modification du rythme.* La contracture cesse peu à peu à D ; quand le crochet céphalique s'est détendu de moitié environ, les mouvements cloniques reprennent de ce côté, régulièrement espacés, avec leur allure ordinaire, d'abord faibles, puis de plus en plus puissants.

d) Après trois minutes d'attente, on repique profondément la région moyenne sus-pédiculaire D et on détermine de même une *contracture localisée à* D, *sans que le rythme* G *soit atteint*; les mouvements rythmés D ne reprennent encore qu'au moment où la courbe tonique a déjà commencé à céder. Donc, la contracture provoquée dans les régions pédiculaires antérieure et moyenne *interrompt le rythme du battement clonique.*

e) Il n'en est pas de même en cas de contracture des myotomes pédiculaires postérieurs, déterminée par une piqûre profonde; car, pendant sa durée, les myotomes antérieurs de la même bande se contractent rythmiquement et à une allure beaucoup plus vive qu'avant l'excitation.

V. *Effet tardif des blessures* ; *examen prolongé de l'embryon.*

14 *h.* 50. L'embryon, laissé au repos pendant quelques minutes, après les piqûres profondes effectuées précédemment, cesse ses mouvements D et, pendant 20 minutes, ne montre plus qu'un battement rythmé unilatéral G. Il est probable que les blessures reçues sont la cause de cet arrêt; mais il est curieux de constater qu'*il reste limité à la bande lésée.* En raison

des simples piqûres effectuées qui n'établissent avec l'extérieur que d'étroites communications, l'immobilisation s'est fait attendre plus longtemps que pour une large blessure (IIx^2).

15 *h.* 15. Température 18°. Les mouvements sont bilatéraux. La commotion de la tête par la détente de l'aiguille courbée ne provoque aucune stupeur, aucune inhibition, mais, au contraire, une légère augmentation de rapidité dans le rythme.

15 *h.* 30. Le cœur présente, comme au début de l'observation, toutes les 6 secondes environ, une onde vermiforme; mais la partie antérieure du ventricule ne bat pas. Les mouvements du corps sont réguliers et s'exécutent sur un mode semblable à celui de ce matin (11 h. 30); on constate, de même, une certaine instabilité dans le nombre des oscillations qui composent chaque attitude et des inversions assez fréquentes. Les manœuvres d'exploration ne semblent pas avoir laissé de trace lointaine.

§ II VUE D'ENSEMBLE

I. — Anatomie

A. Aspect général de l'embryon (p. 395) : 1° La tête; 2° Ensellure dorsale; 3° Crosse caudale; 4° Piedestal cœlomique; 5° Ampoule cloacale.

B. Caractères spéciaux (p. 397). — I. Le point de repère principal. — II. Le point de repère secondaire. — III. Les points de repère accessoires : 1° L'aspect en cuvette de la plaque auditive; 2° La situation respective des cerveaux antérieur et moyen; 3° Le développement plus ou moins grand des cavités cœlomiques; 4° L'évasement du quatrième ventricule; 5° La saillie de l'arc mandibulaire; 6° Le nombre des protovertèbres; 7° L'accroissement de la région cardiaque; 8° Le pronéphros; 9° L'état du cœur.

A. Aspect général de l'embryon.

1° *La tête* est plus longue qu'au stade H ; en dehors de sa croissance propre, elle s'allonge en arrière par la dilatation de la cavité péricardique, dont la paroi postérieure est refoulée de plus en plus sous la rampe occipitale ; le 7e myotome qui termine celle-ci se trouve occuper la 2e, puis la première place, derrière le cœur et le bord antérieur du pédicule. La limite tracée par Braus (1899) entre la tête et le tronc, passant entre le 7e et le 8e myotome, correspond, comme au stade H, à l'angle des régions ascendante antérieure et horizontale du dos. Au début du stade K (fig. XXXIX), la limite entre la tête et le tronc se trouve juste au-dessus du bord pédiculaire antérieur. A l'extrémité céphalique, le prosencéphale se fléchit de plus en plus et à la fin du stade le mésencéphale devient la partie la plus saillante.

2° *Ensellure dorsale.* La première région du tronc, au-dessus du pédi-

cule, présente au repos une ensellure plus profonde qu'au stade H ; mais elle se réduit ensuite (fig. XXIV-XXX) par un abaissement graduel de la tête. Au début du stade K, on constate encore souvent la persistance d'une ensellure légère (fig. XXXIX); au delà elle disparaît. La région placée au-dessus du bord postérieur du pédicule se hausse, d'autre part, au stade I en une légère saillie (fig. XXX) qui forme le début de la crosse caudale.

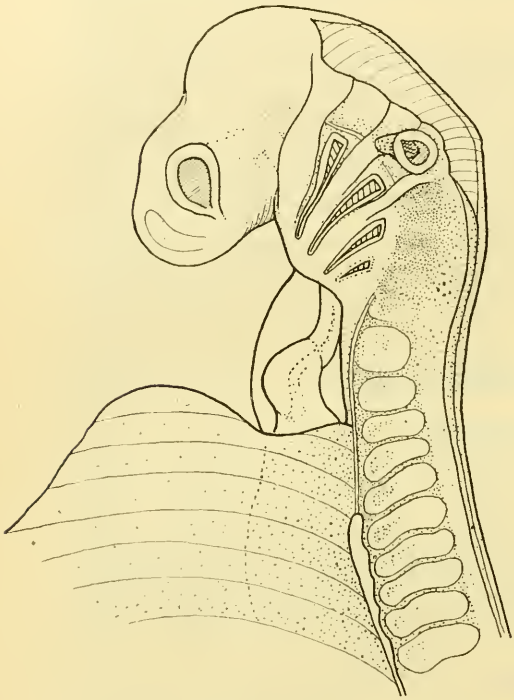


FIG. XXXIX. Embryon fixé IX° (1re étape du stade K, Anatomie). $\frac{L.t.}{L.pp.} = 2,48$. Face latérale gauche vue de haut, sur fond sombre, en lumière réfléchie : 4 poches branchiales; oreille cupuliforme ; ébauche de la fossette nasale; 7 segments occipitaux au-dessus de la région cardio-branchiale; partie antérieure du pronéphros au 3e segment du tronc.

3° *Crosse caudale.* Le segment post-pédiculaire, convexe du côté dorsal, laisse retomber l'extrémité caudale inerte qui s'allonge rapidement ; elle traîne sur le vitellus à la fin du stade.

4° *Le piedestal coelomique.* L'embryon est soulevé au-dessus du gâteau vitellin par une dilatation spéciale de la région abdominale pédiculaire. Celle-ci comprend 3 parties : une médiane, la cavité intestinale et deux latérales, les cavités cœlomiques ; ces trois cavités, pleines de liquide, forment un coussin trilobé (fig. XXVIII et XXXV), au-dessus duquel l'animal exécute ses mouvements ; le pédicule, ainsi disposé, constitue en même temps une amarre solide qui ramène l'embryon, après chaque déplacement, à son point de départ. Les somatopleures et les splanchnopleures sont les feuillets qui rattachent la région moyenne du corps au vitellus et assurent sa fixité. Le plancher de la cavité intestinale est toujours constitué par l'endoderme vitellin, mais son territoire diminue à mesure que le pédicule se raccourcit dans le sens cranio-caudal.

5° *L'ampoule cloacale*, dite anale, née du bourgeon terminal au stade H (Pl. et fig. XIX *bis*), s'en dégage au stade I et s'avance par suite de

l'adjonction continuelle de nouveaux segments à l'extrémité postérieure du corps. Les figures XXV à XXX démontrent l'éloignement progressif de la papille cloacale et l'augmentation de profondeur de la poche endodermique, qui reste toujours au contact de l'ectoderme. *Avant le stade* I, *la queue n'existait pas* et l'on ne pouvait parler d'intestin caudal ; tout l'intestin placé devant le bourgeon terminal appartenait au tronc. La queue, née plus tard, au début du stade I, s'allonge peu à peu derrière le cloaque et retombe légèrement vers le vitellus.

B. Caractères spéciaux.

Nous classerons ici les caractères morphologiques externes, d'après l'importance que nous leur attribuons dans la sériation.

I. *Le point de repère principal.* Le stade est caractérisé par la présence de trois fentes branchiales (Balfour).

II. *Le point de repère secondaire.* Il sert à évaluer le degré de croissance pendant le stade. Nous avons précisé l'âge par le chiffre du rapport L.t. : L.pp. qui exprime la longueur totale, divisée par la longueur du segment post-pédiculaire ; sa valeur décroît sans cesse depuis le nombre 4, qui appartient au stade H, jusqu'au chiffre 2,5 obtenu à la fin du stade. Ainsi, chez l'embryon E (N° 1, fig. XXIV), le rapport vaut 3,88 ; chez l'embryon IIx[1] (N° 7 *Anatomie*) il vaut 2,65. Entre ces deux extrêmes, l'embryon D (N° 2, fig. XXV) commence le deuxième tiers du stade avec un rapport L.t. : L.pp. = 3,5) ; les embryons H (N° 4, fig. XXVII) et Bl[1] (N° 7 *Mouvement*, fig. XXXVI) sont à l'entrée du 3e tiers du stade avec un rapport de 3,07 et de 3,15.

La longueur de la queue, dont la naissance se produit au seuil du stade, et qui augmente progressivement, pourrait être prise aussi comme mesure du développement ; mais d'une part, elle est incluse dans la longueur du segment post-pédiculaire, L.p.p., et, d'autre part, celui-ci présente encore une cause d'accroissement à sa partie antérieure, qui est le rétrécissement du pédicule.

III. *Les points de repère accessoires.* Les autres caractères, visibles extérieurement, aident à fixer la phase de la croissance.

1° *L'aspect en cuvette de la plaque auditive* ; elle devient une cupule, à la fin du stade, par élévation et rapprochement de ses bords.

2° La situation respective, à l'avant de la tête, des *saillies du cerveau antérieur et du cerveau moyen* ; celui-ci, placé en arrière du premier au stade H et au début de I, devient proéminent à la fin du stade I.

3° *Le développement plus ou moins grand des sacs cœlomiques extra-embryonnaires* suivant le mode indiqué par la succession des figures XXVI, XXVII et XXIX.

4° *L'évasement de plus en plus prononcé du* 4e *ventricule,* dont les coins latéraux antérieurs font leur apparition à la fin du stade H. Ses parois latérales développent deux nouveaux renflements neuromériques, classés d'avant en arrière comme 1er et 5e neuromères (fig. XXX et XXXI). Le premier, *cérébelleux,* comprend tout le bord antéro-latéral du 4e ventricule ; il montre à ce stade une subdivision postérieure, *trochléaire* ; le 5e est *l'acoustique* qui s'interpose tardivement entre les renflements des VIIe et IXe paires.

A l'intérieur du rhombencéphale, les neuromères se présentent non comme des cavités ampullaires, mais comme des *saillies* ; leur étude complète a été faite chez le N° 5 (fig. XXXI).

5° *Le premier arc, ou arc mandibulaire* prend l'aspect d'un contrefort volumineux ; il est déjeté en dehors par sa partie supérieure, large et arrondie ; celle-ci contient l'ampoule dorsale de la cavité mandibulaire et présente par transparence, à sa région postérieure, la trace sombre d'un *placode épibranchial appartenant au trijumeau* (fig. XXIX, XXX et XXXI).

6° *Le nombre de protovertèbres,* compté chez les cinq embryons décrits en prenant comme 7e la dernière de la rampe cervicale, va de 37 à 48. En effet, en admettant que l'embryon F, qui a 32 protovertèbres au stade H, ait passé le milieu de celui-ci, on peut admettre la formation de 37 somites au seuil du stade I ; d'autre part, au début du stade K (fig. XXXIX), un embryon dont le rapport L.t. : L.p.p. vaut 2,48, présente 50 protovertèbres ; on doit donc estimer à 48 environ le nombre de celles qui sont présentes à la fin du stade I.

7° L'augmentation de volume de la cavité péricardique est pour beaucoup dans le refoulement en arrière du pédicule ; les myotomes métotiques postérieurs semblent augmenter la longueur de la tête et s'avancer dans le cou, alors que c'est surtout le fond du péricarde qui recule, avec l'attache vitelline. Au seuil de l'étape K, le 7e myotome, devenu premier sus-pédiculaire aux deux tiers du stade I (N° 4, embryon H), passe devant le pédicule et devient sus-cardiaque ; la limite postérieure du cœur, marquée par le bord antérieur de l'attache vitelline, correspond alors exactement à la frontière entre la tête et le tronc.

8° *Le pronéphros* est bien apparent ; il ne se présente plus seulement sous la forme d'une traînée opaque qui ne peut être aperçue qu'en trans-

parence, comme au stade H, mais sous l'aspect d'une massue allongée, *saillante à l'extérieur*, placée au-dessus de la cavité cœlomique, sous le bord inférieur de la chorde dorsale. *Il conserve ses rapports primitifs* avec la base des plaques vertébrales 10, 11, 12; par exception, il commence au 9e somite post-auriculaire chez le N° 5 (fig. XXX), du côté gauche. Mais le *canal pronéphrétique* s'allonge au fur et à mesure du développement; il va jusqu'aux 14e et 15e somites chez les N° 1, 2, 3 (fig. XXIV, XXVI), jusqu'au 17e chez le N° 4 (fig. XXVII); il s'étend jusqu'au 20e segment chez le N° 5 (fig. XXIX et XXX). La saillie se montre en général le plus large en avant, où elle correspond à la fois aux tubules et au conduit, et s'effile en arrière, où elle représente seulement celui-ci.

Le premier segment du pronéphros, 10e segment post-auriculaire, 3e du tronc, est, en raison de sa fixité et de sa reconnaissance facile, un jalon très précieux pour l'estimation des changements topographiques qui se passent au-devant de lui.

On n'aperçoit pas encore l'ébauche des membres, ni le pli longitudinal du tronc dans lequel, d'après la conception de BALFOUR, ils se développent par l'effet d'une spécialisation localisée.

9° *L'état du cœur* est donné dans un chapitre spécial à la fin du stade I.

II. — Physiologie

A. Phénomènes généraux de l'activité musculaire.

Tous les caractères fondamentaux, reconnus jusqu'ici au mouvement, persistent au stade I; nous n'indiquerons donc que les phénomènes qui peuvent nous apporter un supplément d'information. Le nombre des myotomes fonctionnels a augmenté et, pour ceux qui fonctionnaient déjà, l'intensité des contractions s'est accrue; à mesure que l'embryon se développe, les mouvements deviennent plus amples, l'irritabilité plus vive (N° 4, p. 392), et les réactions aux stimulants plus faciles à apprécier.

1° Le rythme

1° Influence de la température (p. 400). — I. Régularité de chaque rythme latéral dans un milieu constant (p. 400) — II. Durée variable des révolutions aux mêmes températures, au même stade, chez des embryons différents (p. 400). — III. Effets du refroidissement à 8° C. (p. 400). — IV. Effets de l'augmentation de la chaleur à 20°-21° (p. 401).

2° Influence des excitations mécaniques (p. 401).

3° Influence des excitations chimiques (p. 401).

4° Influence de la croissance sur la durée du mouvement (p. 402).

5° Indépendance du rythme vis-à-vis d'obstacles qui limitent le mouvement (p. 402).

6° Modifications passagères des rythmes particuliers, en phase de conjonction (p. 403).

1° *Influence de la température.*

I. *Régularité de chaque rythme latéral en milieu constant.* La constance du milieu a toujours pour conséquence une régularité invariable de la durée des révolutions et une reproduction régulière du nombre des attitudes qui font partie des cycles de combinaisons motrices. Dans les élevages obtenus, le seul facteur dont les variations bien que très légères aient un grand retentissement est la température. L'activité du muscle croît avec la température; mais le degré de chaleur importe peu pour la régularité du rythme entre 8° et 20°, car s'il est constant, il permet la régulation parfaite des mouvements. Même au point « critique » de 20°, chez le N° 7, nous observons une régularité étonnante dans le nombre des attitudes qui composent les cycles successifs ; ainsi, tandis qu'une première fois, 10 mouvements bilatéraux sont comptés pour un tour, à un autre moment, nous trouvons 11 oscillations dans un premier cycle, puis 10 dans le suivant.

II. *Durée variable des révolutions aux mêmes températures et au même stade, chez des embryons différents.* — C'est une remarque que nous avons déjà faite; les observations actuelles viennent la confirmer; le rythme est de 4 temps chez le N° 8, à 18°, et, à la même température, il est de 6 temps, chez le N° 5; bien plus, il est encore de 6 temps, à 20°, chez les N°s 1 et 2, tandis qu'il a la même rapidité, à 16°, chez le N° 10. Nous ne donnons pas ces résultats comme devant infirmer la règle posée par Loeb et Ewald (**1913**) à propos du fonctionnement du cœur chez *Fundulus heteroclitus* depuis le début de son mouvement jusqu'à l'éclosion, à savoir que la fréquence des battements cardiaques à la même température, entre 5 et 30°, chez divers embryons, est presque identique ; cette règle ne vaut évidemment que dans la limite où les températures essayées n'altèrent pas le tissu musculaire; or, *Fundulus* est eurytherme, tandis que *Scylliorhinus canicula* est sténotherme. La zone des températures normales pour ce dernier est donc plus étroite ; d'autre part, pour vérifier cette règle dans cette espèce, il faudrait n'employer que des embryons développés dans des conditions absolument semblables et normales ; ce n'est pas le cas des nôtres qui ont été observés ici dans un autre but et dont le passé est différent. Ce passé détermine probablement la variabilité des réactions de chacun d'eux aux mêmes températures.

III. *Effet du refroidissement* à 8°. a) *Période de transition.* Le N° 9

refroidi de 12° à 8° en 30 minutes, montre, en même temps qu'un ralentissement, un trouble réel du rythme ; comme dans les montées de température, on constate une *diversité d'effet sur les deux bandes musculaires* ; les deux contractions se renouvellent chacune à des intervalles inégaux, mais la G se reproduit plus souvent et parfois deux fois pendant une révolution D.

b) *Période du maintien de la température à* 8°. Chez le même embryon, après une demi-heure, les révolutions sont presque égales des deux côtés et durent 30 temps environ, alors qu'à 12° elles ne duraient que 10 temps ; en raison du ralentissement des contractions elles-mêmes, et du mouvement d'abduction, dont la durée est prise comme unité de temps, les temps à 8° sont plus longs qu'à 12°, de sorte que la longueur réelle des révolutions est plus grande qu'il n'est indiqué par la simple comparaison des chiffres inscrits. On peut estimer qu'au delà de 8°, le rythme, extrêmement ralenti, perd aussi sa régularité.

IV. *Effets de l'augmentation de chaleur à* 20° *et* 21°. Les résultats sont les mêmes qu'aux stades précédents. Vers 21°, des perturbations plus ou moins grandes du rythme se produisent (N°s 1, 2 et 11). Mais nous remarquons aussi une *accoutumance des embryons* à 20°, période critique ; nous la voyons surtout chez Bl^1 (N° 7) où la constance de la température amène une régularité remarquable des deux rythmes. Nous l'observons aussi chez les N°s 1 et 2.

2° *Influence des excitations mécaniques sur le rythme.*

L'action de débarrasser le N° 4 des glaires qui l'entourent, les attouchements légers du corps provoquent des perturbations, qui peuvent être mises sur le compte d'une excitation des myotomes touchés ; le même mouvement, par exemple, se répète avant l'exécution du mouvement inverse. Cette influence du frottement contraste avec la tolérance que manifeste l'embryon devant les obstacles qui ne font que s'opposer à ses déplacements (Voir § 5). L'exploration générale de l'embryon par les agents mécaniques est résumée plus loin (Voir : IRRITABILITÉ, p. 404).

3° *Influence des excitations chimiques.*

Nous avons signalé, en passant, que la *fixation du N°* 1 avait déterminé des mouvements subintrants, tellement précipités qu'ils se répétaient avant la fin du retour passif et constituaient une trémulation continue. Nous pouvons ajouter que chez le N° 7 *un essai de diluer l'eau de mer avec*

1/3 *d'eau douce* a déterminé une irritation très grande, qui s'est manifestée de même par un va-et-vient rapide et continu des deux mouvements latéraux, sans pause intermédiaire.

4° *Influence de la croissance sur la durée du mouvement.*

Nous avons pris comme unité de temps la durée de l'abduction céphalique ; or, celle-ci augmente d'amplitude avec l'âge et, la propagation aidant, l'intervalle entre le départ de la tête sur la ligne de repos et le moment de la figuration maximale devient plus grand ; le battement céphalique s'amplifie, autant par le recul du fond de la courbe, comme nous le montrerons plus loin, que par la plus grande vigueur des myotomes antérieurs. Cependant, jusqu'au stade I, l'accroissement de l'ampleur n'est pas une cause bien sensible de modification dans la durée des temps ; mais à ce moment, et surtout à la fin du stade, on s'aperçoit en « période d'égalisation » que le va-et-vient du corps absorbe le temps de la pause intermédiaire ; la prolongation du retour passif de l'embryon diminue ou même efface le repos à la ligne médiane. On ne note plus, au lieu d'une pause, qu'un ralentissement du retour passif près de l'axe médian et la contraction de la bande opposée entraîne aussitôt le corps en sens inverse. Nous assistons ainsi à une *véritable transformation du rythme primitif de* 6 *temps* (aller, retour, pause, constituant les 3 temps de chaque mouvement latéral) *en un rythme de* 4 *temps.*

Cet accroissement de durée du 1er temps, par suite d'une flexion plus étendue, *ne change pas la durée de la contraction elle-même ni de la révolution musculaire* ; c'est seulement la valeur de la courbe maximale et de notre unité de temps qui varie. On compte plus de temps à une même température, au stade G qu'au stade I ; par exemple, SBa^3 (N° 10, stade I; N° 12, stade G) qui bat sur 10 temps, à 15° C., au stade G, ne présente le même nombre de temps, au stade I, qu'à 12° C.

5° *Indépendance du rythme vis-à-vis d'obstacles qui limitent le mouvement.*

Cette indépendance est ici confirmée : *a*) par la limitation constamment égale du déplacement dans la région pédiculaire, aujourd'hui toute entière contractile, et *b*) par la limitation du déplacement caudal (Nos 10 et 11) frottant sur le vitellus, sans qu'il survienne aucune réaction, aucune modification du rythme.

6° *Modifications passagères des rythmes particuliers, en phase de conjonction.*

Il s'agit toujours d'un phénomène d'arythmie légère qui peut être décélé, malgré son peu de valeur, au moment où les deux contractions sont sur le point de se rencontrer. Ainsi nous constatons, chez le N° 11, à l'occasion d'une élévation de température graduelle de 16° à 20°, des inversions de rythme qui ne deviennent apparentes qu'au moment des rencontres de mouvement et qui déterminent une sorte de stationnement autour de la conjonction. Mais, chez tous les autres embryons décrits, le changement rapide des combinaisons, qui tient à une différence notable des deux rythmes, ne permet à aucune inversion de se manifester, malgré la température élevée à laquelle se fait l'examen (N°s 6-7). Nous avons, au stade H, au chapitre *Irritabilité*, donné la clef de ces hésitations rythmiques qui ne deviennent apparentes qu'au cas où les deux révolutions latérales sont de durée presque égale, pendant les périodes de grande excitabilité voisines du dérèglement; la précision du point de repère de la rencontre totale permet alors de les mesurer (Voir p. 347).

2° L'amplitude égale des contractions libres, du même coté en milieu constant.

Elle se vérifie, chez tous les embryons, dans tous les mouvements libres, c'est-à-dire en dehors de toute compétition du mouvement inverse et à l'abri de tout obstacle extérieur. *Le retour constant à la ligne médiane est la condition, sine qua non, de la mesure visuelle exacte du déplacement.* L'ampleur peut différer entre les mouvements opposés.

3° La propagation de l'onde.

Je montrerai, à l'étude des conditions actuelles du mouvement, *le recul du point de départ de la contraction jusqu'au* 10e *segment, pendant le stade I.* La propagation se fait à partir du myotome initiateur, *en deux sens différents*; cependant on ne l'aperçoit nettement qu'en arrière. Elle se voit surtout chez le N° 8, où la retenue très grande du pédicule cause une déviation moins accentuée du corps. Elle reste nettement cantonnée, au début du stade, dans la région moyenne du pédicule ; elle s'étend chez le N° 3 (fig. XXVI et XXXIII) jusqu'au 18e myotome, si l'on apprécie sa limite par la courbe de flexion et jusqu'au 16e seulement si l'on en juge par l'examen microscopique du resserrement contractile. Chez le N° 8, à 16-18°, elle s'étend, à la 76e heure, jusqu'au bord postérieur de

l'attache vitelline, c'est-à-dire jusqu'au 1/3 postérieur du corps et à la 95e heure, au début du stade K, jusqu'au 1/4 postérieur de l'embryon, en empiétant alors sur le segment libre post-pédiculaire. On peut donc dire que l'arrivée de l'onde propagée derrière le pédicule marque la fin du stade I, ainsi qu'en témoignent les figures XXXVII et XXXVIII, qui donnent pour cette période le maximum de flexion.

4° L'autonomie de chaque bande musculaire.

Elle est démontrée, comme auparavant, par la durée légèrement inégale des rythmes de chaque contraction latérale. Cette inégalité se montre assez forte parfois pour déterminer, même en milieu constant, des changements rapides des combinaisons motrices (N° 7). La différence des rythmes peut aller jusqu'à rendre difficile la reconnaissance du sens dans lequel les attitudes se suivent (voir tableaux XIV, XV, XXIII).

Les effets différents de l'élévation et de l'abaissement de la température sur chacun des muscles latéraux confirment leur isolement physiologique mutuel.

5° L'irritabilité.

I. A l'intérieur de l'œuf.
II. Exploration directe de l'embryon, après ouverture de l'œuf, par les agents mécaniques (p. 404) ; 1° L'excitabilité à la piqûre (p. 405) et la conduction de l'excitation (p. 406) ; 2° Le plissement forcé du corps (p. 406) ; 3° L'exploration par le choc (p. 407) ; 4° L'effet tardif des blessures (p. 408).
III. Résumé des résultats (p. 408).

I. *A l'intérieur de l'œuf intact.* L'effet des températures variables et de quelques agents chimiques et mécaniques a été décrit à propos du rythme ; nous n'y reviendrons pas.

II. *Exploration directe de l'embryon, après ouverture de l'œuf, par les agents mécaniques.* Les résultats obtenus prouvent que seule l'excitation directe du muscle capable de se contracter produit une réaction. D'autres tissus sont peut-être fonctionnels et irritables dans l'organisme, à la même époque ; peut-être constituent-ils, comme le muscle, des réactifs isolés, mais aucun d'eux en tout cas, ni l'ectoderme, ni les tissus profonds, ne sont capables de donner au muscle une incitation, ni de transporter une excitation jusqu'à lui. L'observation des mouvements a démontré, que la contraction garde, au stade I, les caractères qu'elle offrait aux stades précédents ; de même les réactions provoquées sont semblables pendant les 3 stades G, H, I. L'exploration faite actuellement fournit seulement des réponses plus nettes parce que l'animal est plus développé ; mais elle s'adresse à une fonction dont les caractères

essentiels n'ont pas changé depuis son avènement. Les différences entre les stades ne concernent pas la qualité des réactions ; elles se rapportent à leur grandeur, à leur intensité et dépendent de la quantité du muscle mise en jeu. *L'irritabilité, au stade I, représente donc à juste titre celle de toute l'époque automatique.*

J'ai cherché les zones excitables par trois procédés, la piqûre, le choc et la plicature de l'embryon.

1° *L'excitabilité à la piqûre.* J'ai parcouru avec l'aiguille, sans obtenir de réponse, même en traversant les chairs, tout le segment post-pédiculaire de l'embryon SI (N° 1, Irritabilité, N° 3, Anatomie et mouvement) et de l'embryon IIx^1 (N° 4, Irritabilité, N° 7, Anatomie). Sur le reste du corps, les piqûres pénétrantes n'ont été efficaces que *sur les territoires contractiles* ; ainsi, au-dessus du pédicule, la piqûre n'a produit d'effet qu'à partir du point où le muscle était activé par l'onde propagée (16e-18e myotomes chez SI, 20e-21e chez IIx^1).

Sur les embryons, IIx et principalement chez IIx^1 et IIx^2 (N°s 4 et 2 Irrit.), la recherche a été poussée plus loin. Les frôlements, frottements, râclages superficiels, écorchures cutanées faites à la pointe de l'aiguille sur la zone musculaire sensible, n'ont provoqué aucune réponse localisée ou générale en rapport bien déterminé avec l'excitation. Ces manœuvres réitérées ont eu pourtant comme résultat d'accroître, comme le fait un voyage forcé de l'embryon dans la coque (N° 4), l'activité générale du fonctionnement musculaire. Mais même une forte pression de la surface tégumentaire, qui suffit à déprimer et à déplacer visiblement les myotomes sous-jacents, n'obtient qu'un effet d'excitation générale modérée, se traduisant par un renouvellement un peu plus fréquent des mouvements.

Il n'en est plus ainsi si la pointe pénètre jusqu'au muscle en perçant la peau et l'on obtient, par ce procédé, des résultats précis et constants. Cependant on ne peut toujours graduer exactement la pénétration ; le plus souvent le muscle dilacéré répond par une *contraction tonique localisée, pendant que le reste de la bande musculaire précipite ses mouvements cloniques ;* mais si l'on pénètre moins loin dans le muscle, si l'excitation, tout en étant portée directement sur lui, reste une piqûre et ne va pas jusqu'à la déchirure, elle ne provoque alors aucune contracture locale, et la bande musculaire correspondante montre, sur tout son territoire fonctionnel, un *renouvellement de ses contractions 2 à 3 fois plus fréquent que celui de la bande opposée.* Celle-ci n'est pas touchée par l'excitation et *continue à battre sur le rythme précédent.* Il m'a paru que les myotomes antérieurs, qui sont les

plus actifs sont aussi les plus excitables ; ils répondent plus tôt et se contracturent plus vite. On obtient, plus aisément, une réponse uniquement clonique en piquant les myotomes postérieurs.

La contracture expérimentale des myotomes sus-pédiculaires antérieurs et moyens d'un côté empêche le battement rythmé de se produire de ce côté, tant que sa détente n'est pas commencée, tandis que la contraction tonique des myotomes postérieurs s'accompagne très bien d'une répétition plus vive des mouvements cloniques dans la partie antérieure de la même bande musculaire (N° 4, Irrit.). L'explication de cette différence est simple : quand les myotomes initiateurs du mouvement sont contracturés, les postérieurs, ne recevant pas d'incitation, n'ont pas de contraction propre ; mais dès que la détente a commencé et qu'un battement clonique, si faible soit-il, réapparaît dans les myotomes antérieurs, la transmission de la contraction se propage jusqu'au bout.

Chez l'embryon IIx^1 (N° 4, Irrit.) de la fin du stade, les myotomes post-pédiculaires, piqués, n'ont pas répondu ; le segment post-pédiculaire reste donc *à la fois inactif et inexcitable pendant tout le stade* I ; car l'aspect de la courbure de flexion et l'examen direct du resserrement myotomique ont déjà prouvé que l'augmentation graduelle d'ampleur du déplacement caudal doit être rapportée à l'action des seuls myotomes pédiculaires, favorisée par le relâchement progressif de l'attache vitelline. La piqûre des segments du bord postérieur du pédicule est efficace à la fin du stade I, mais ce n'est qu'au stade K que les myotomes post-pédiculaires se montrent irritables et se contractent.

La conduction de l'excitation. C'est le muscle qui conduit la stimulation et il le fait sans qu'on puisse invoquer, pour cette conduction, une cause mécanique ; les embryons N°s 2 et 4 (Irritabilité) n'ont montré, ni au moment de la piqûre myotomique postérieure qui provoque l'accélération des battements, ni pendant tout le temps de celle-ci, aucune onde propagée se dirigeant d'arrière en avant et pourtant c'est toujours le 10e myotome qui est le point de départ de la contraction ; la communication physiologique entre les derniers myotomes fonctionnels et le myotome « initiateur » fait soupçonner une continuité de substance entre les myotomes ; mais celle-ci, au point de vue histologique, reste à démontrer.

2° *Le plissement forcé du corps* n'a aussi d'action que dans la région des muscles actifs (N° 4 Irrit., IIx^1). Il agit par tiraillement des muscles et provoque une réaction plus grande de la part du muscle placé sur la

convexité de la courbe que de celui-ci qui est à l'intérieur de celle-ci. Effectué au niveau du bord postérieur du pédicule, il agit davantage si au lieu de plier le corps dans le sens latéral seulement, on élève en même temps le segment postérieur. Les réponses, toujours doubles dans ces manœuvres, paraissent d'autant plus vives de chaque côté que la bande musculaire correspondante à été plus distendue. Les résultats, acquis par ce procédé, sont moins nets qu'avec l'aiguille ; celle-ci, par son excitation plus précise, entraîne une réaction mieux caractérisée.

C'est à la plicature violente de l'embryon au niveau du bord antérieur du pédicule que l'on doit attribuer la contracture des myotomes de cette région lors du coup suivi de déchirure, asséné par l'aiguille sur la tête de IIx^2 (N° 2, Irrit.), de sorte que l'on peut, par le procédé de la plicature, et grâce à la traction qui en résulte, obtenir comme avec la piqûre, suivant le degré de l'excitation, soit la simple augmentation de rapidité du rythme, soit une contraction tonique localisée. Chez IIx^2, la flexion tonique antérieure fut accompagnée de trémulations légères du tronc que l'on peut considérer comme une suite de petites oscillations cloniques précipitées des myotomes automatiques situés au delà de la zone de contracture.

3° *L'exploration au choc.* Qu'un coup soit appliqué avec le plat de l'aiguille sur la tête ou la queue, qu'il soit modéré, dû par exemple au choc de la tête en mouvement sur l'aiguille ou plus important, du fait du transport de l'instrument à la rencontre de la tête mobile, ou même qu'il soit violent et alors consécutif à la détente soudaine de l'aiguille préalablement courbée, *du moment que, directement ou indirectement, il n'intéresse pas le territoire contractile, il ne produit pas d'effet* ; le rythme est intégralement conservé ; et les combinaisons motrices se déroulent dans l'ordre qui pouvait être prévu avant l'application de l'excitant.

Le choc de l'aiguille bandée sur la zone musculaire active est toujours efficace. Il n'a pas seulement pour conséquence, dans la bande frappée, une contracture localisée et au delà, une fréquence plus grande des mouvements, il cause une précipitation générale des deux contractions. Ce résultat tient à la violence de l'excitation, qui atteint à la fois les deux bandes musculaires, tandis que la simple piqûre ne produit qu'un effet unilatéral, limité à la bande musculaire directement lésée.

De cette étude des stimulations mécaniques, résulte la notion générale que l'effet obtenu par des excitations sur le muscle est toujours une

augmentation d'activité. Je n'ai jamais observé d'arrêt ou de ralentissement des mouvements après une stimulation.

4° *L'effet tardif des blessures.* Quand le revêtement est déchiré, la mise en présence directe des cellules et de l'eau de mer détermine des lésions locales qui se manifestent d'une façon apparente, aux alentours de la plaie, par une opacité des tissus ; cette opacité s'étend d'autant plus loin que la porte d'entrée est plus grande ; dans le cas de IIx^2 (N° 2, Irrit.) elle envahit finalement toute la tête. En dehors de cette action locale, due à la pénétration de l'eau de mer dans le corps, la même cause engendre *des phénomènes généraux* qu'il faut bien se garder de rapporter à l'intervention mécanique. Au bout d'un temps variable, d'autant plus court que la blessure est plus grande, survient une diminution d'ampleur des mouvements qui aboutit rapidement à l'immobilisation (Embryon I^2, N° 5, Mouv. ; et IIx^2, N° 2, Irritab.). Chez IIx^1 (N° 4, Irrit.) la localisation des piqûres, à la bande musculaire D, détermina la cessation isolée des battements de cette dernière ; mais le plus souvent, quand les blessures sont importantes, l'arrêt est général.

Il ne s'agit pas de stupeur due à l'ébranlement mécanique, puisque les animaux continuent leurs mouvements pendant quelques minutes après l'intervention. La mise en communication des milieux intérieur et extérieur paraît être la seule cause de l'arrêt ; cependant le mécanisme intime de sa production reste ignoré ; la part des phénomènes d'osmose, d'imbibition, de changements de composition des humeurs au moment de la cessation du mouvement, serait intéressante à rechercher. La reprise des contractions après un temps variable, indique peut-être une adaptation des tissus à de nouvelles conditions ; pourtant, nous ne savons s'il persiste à ce moment une réelle modification du milieu intérieur, ou si déjà une cicatrisation rapide, en rétablissant la continuité du tégument, permet le retour aux conditions antérieures.

Dès sa réapparition, la contraction est rythmée et possède, pour la régularité de son renouvellement, les caractères essentiels qu'elle avait avant la blessure. Elle est manifestement plus faible au début ; mais son intensité augmente rapidement. L'autonomie musculaire unilatérale s'affirme, dans certains cas, par la reprise isolée d'une seule contraction myotomique.

Résumé des résultats. — Les embryons de Sélaciens, n'offrent pas, comme ceux des Amphibiens (WINTREBERT **1904-1905-1920** *e-g*), une « irritabilité primitive aneurale de l'ectoderme », mais ils possèdent,

comme eux, outre le cœur, un tissu irritable sans le secours du système nerveux : le tissu musculaire squelettique.

Nous pouvons résumer ainsi les caractères de l'irritabilité musculaire aneurale de l'appareil locomoteur, par les agents mécaniques.

I. Seuls les myotomes capables de se contracter sont excitables.

II. Le muscle ne répond à une excitation mécanique que si elle porte directement sur lui. L'excitation faite à distance est sans effet ; les attouchements, raclages, pressions légères à travers la peau, augmentent son activité, mais d'une façon imprécise ; les excitations très efficaces sont les blessures profondes provoquées par la piqûre, le choc, la pression violente, la distension (plissement).

III. La bande contractile pénétrée par l'aiguille *conduit l'excitation sans l'intermédiaire d'une onde de propagation* ; la piqûre postérieure d'une bande fonctionnelle actionne en effet le « myotome initiateur » antérieur, sans qu'une onde propagée à rebours, c'est à dire vers l'avant, puisse être décelée.

IV. Le muscle directement excité a des modes de réponse variables suivant le degré de l'excitation ; ce sont : l'accroissement de la rapidité du rythme avec diminution de l'amplitude, les trémulations continues, la contracture. Cette dernière n'existe jamais qu'au point blessé et *ne se propage pas.*

V. La contracture des derniers myotomes fonctionnels, consécutive à une piqûre, s'accompagne d'un redoublement de vitesse des oscillations antérieures ; mais celle des myotomes, qui sont le point de départ de la contraction dans la région pédiculaire antérieure, n'est plus accompagnée d'oscillations cloniques ; les mouvements rythmés du même côté cessent et ne reprennent qu'à la détente de la contracture.

VI. L'effet d'une piqûre légère reste limité à la bande myotomique piquée ; cette localisation prouve l'isolement fonctionnel des deux bandes myotomiques latérales.

VII. L'effet d'une excitation mécanique est toujours accélérateur, jamais inhibiteur.

VIII. L'immobilisation tardive n'est pas due à la stimulation mécanique, puisque celle-ci est toujours suivie d'une phase de mouvements ; elle est probablement le résultat d'une *action chimique secondaire consécutive à la pénétration d'eau de mer par la blessure,* à l'intérieur du corps.

B. Le mouvement actuel.

1° *Aspect général de l'embryon au repos.*

La position de l'embryon, soulevé au-dessus du vitellus par le gonflement de la cavité abdominale et des sacs cœlomiques et la forme des trois segments principaux, céphalique, pédiculaire et post-pédiculaire, avec leurs longueurs relatives, sont indiquées sur les figures XXIV à XXXI et ont déjà fait le sujet des descriptions anatomiques. Nous ne donnerons ici que quelques détails particuliers. Le segment post-pédiculaire, complètement inerte, subit, sans pouvoir se redresser, les déformations dues aux obstacles éventuels environnants. C'est ainsi que le N° 5 présente, en même temps qu'une courbure en crosse, une déviation importante et passive de la région postérieure vers la gauche (fig. XXVIII) ; elle résulte probablement d'un tiraillement glaireux, et confère au déplacement une allure un peu spéciale. Mais la déviation, souvent plus réduite, peut rester localisée au crochet de la crosse ventrale, et ne tenir qu'à son frottement sur le vitellus (fig. XXXVII et XXXVIII). En raison de l'allongement rapide de la queue, il y a lieu de considérer comme régulier, à la fin du stade, ce frottement vitellin. Pendant la pause, au début du stade, un embryon, dont aucune extrémité ne touche le vitellus, *revient naturellement à la ligne de départ*, qui se confond alors avec la ligne médiane du corps.

2° *Le territoire de contraction.*

Au début du stade, il s'étend jusqu'au 16e-18e segment ; cette limite est placée au niveau de la jonction du 1/3 postérieur avec les 2/3 antérieurs de l'animal. A ce moment, le segment post-pédiculaire est peu développé, la queue proprement dite est presque absente et le pédicule est très étendu ; c'est pourquoi le domaine contractile se trouve éloigné du bord pédiculaire postérieur (Nos 1, 2, 3, fig. XXIV, XXV, XXVI). Vers la fin du stade, la motilité saisit les myotomes situés au-dessus de ce bord, les 20e, 21e segments (Nos 4, 5, fig. XXVI, XXVIII, XXIX ; mais, en raison de l'allongement caudal concomitant, ceux-ci ne se trouvent encore qu'au début du 1/3 postérieur du corps. Chez le N° 11 (fig. XXXVII), on a reconnu la fin du territoire contractile à l'entrée du segment post-pédiculaire, c'est-à-dire, après les 5/7 antérieurs du corps. Au début du stade K, la propagation s'étend nettement sur le segment post-pédiculaire, jusqu'au 1/4 postérieur de l'embryon, c'est-à-dire jusqu'au 24e myotome.

L'exploration de l'irritabilité par les agents mécaniques (voir Irritabilité) a confirmé que les myotomes actifs ne s'étendaient pas au stade I sur le segment post-pédiculaire.

3° *L'attitude de flexion maximale et le recul du « myotome initiateur ».*

A. Déplacement latéral : *a*) le fond de la courbe (p. 411) ; *b*) la tête (p. 412) ; *c*) le segment post-pédiculaire (p. 412
B. Cabrement (p. 412).

A. *Déplacement latéral.* L'aspect général du mouvement est le mieux donné par les diagrammes des figures XXXIV (N° 4), XXXVII et XXXVIII (N°s 10 et 11).

a) *Le fond de la courbe.* On y voit que le fond de la courbe est toujours rejeté du côté de la ligne médiane, opposé à la contraction ; mais malgré l'augmentation de vigueur des muscles et l'extension de la motilité, ce rejet n'est guère plus accentué que dans le stade précédent, sauf tout à la fin de l'étape où la courbe est plus arrondie (fig. XXXVIII). Le pli angulaire, qui faisait suite précédemment au segment branchio-céphalique fléchi, est moins visible. Le fond de la courbe maximale est toujours reporté à quelques myotomes en arrière du premier segment pédiculaire, qui se trouve être d'abord le 6e, puis le 7e. Le sommet de la courbe est déjà chez le N° 3, c'est-à-dire dans la première moitié du stade, entre le 8e et le 9e myotomes ; chez le N° 4, à l'entrée du dernier tiers de l'étape, il se trouve entre le 9e et le 10e segments.

La détermination du point culminant de la flexion est fort importante, car il nous révèle *la place du myotome initiateur*, c'est-à-dire du muscle qui commence le mouvement ; sa contraction est la seule qui, théoriquement, se produise entière et complète dans la première courbe de flexion, ou courbe maximale, pendant que, de chaque côté de lui, l'onde propagée s'effectue ; sa détente est le signe de la déflexion de la courbe maximale, malgré que dans les myotomes voisins le maximum de flexion s'établisse. Le point de départ de la contraction recule avec l'âge et les progrès de la croissance ; mais, en raison des résistances que le mouvement rencontre de la part du squelette céphalique et du pédicule dans les premiers stades, ce recul, et les manifestations qui en dérivent, sont peu apparents ; ils sont plus visibles au stade I qu'auparavant.

Il est assez facile, sur le trajet de la courbe, en dehors de son sommet, de situer les points d'attache antérieur et postérieur du pédicule ; on le peut d'autant plus facilement que la ligature de l'attache est plus serrée,

et, à ce point de vue, nous rencontrons quelques variations dans le comportement des embryons : le N° 10 (fig. XXXVII) les indique mieux par exemple que le N° 11 (fig. XXXVIII) chez lequel la courbe du mouvement est plus arrondie. De plus, on constate pour la première fois chez ces embryons, en arrière du pédicule, un pli comparable à celui du segment céphalique, qui indique l'*arrivée de la contraction dans les myotomes sus-pédiculaires postérieurs*. Le segment postérieur ne suit donc plus passivement l'orientation du territoire pédiculaire contracté, il commence à se dévier pour son propre compte à la fin du stade.

b) *La tête* fait, avec l'axe longitudinal médian qui représente la ligne de départ, un angle de plus en plus grand ; il est de 40° chez les N°s 1, 2, 10, de 45° chez le N° 11, de 60° chez le N° 8. Maintenant que la queue aussi fait avec la ligne médiane un angle mesurable, il est intéressant de noter la position réciproque des deux extrémités dans la flexion maximale. Chez le N° 8, à la fin du stade, l'angle qu'elles forment est proche de l'angle droit ; chez le N° 11, un peu plus jeune, il équivaut à 80°.

c) *Le segment post-pédiculaire* augmente d'abord peu à peu sa déviation passive et nous venons de voir (N°s 10 et 11), qu'à partir des trois quarts du stade environ, on surprend parfois un déplacement actif déterminé par les myotomes de la marge pédiculaire.

Il est rare qu'à la fin du stade, l'extrémité caudale allongée et recourbée ne traîne pas légèrement sur le vitellus ; elle subit de ce fait une déformation passive qui la laisse, au repos, déviée d'un côté ou de l'autre de la ligne médiane. La contraction opérée du côté de la déviation passive porte naturellement la queue beaucoup plus en dehors de la ligne médiane que la contraction inverse ; celle-ci ne peut même pas toujours corriger la déformation ; et quand l'embryon s'incline de son côté, le contact vitellin est encore accru; c'est ce que nous voyons chez le N° 10 (fig. XXXVII). Aux 3/4 de l'étape I (N° 11), l'angle du déplacement caudal, par rapport à la ligne médiane, atteint 30 à 35°.

B. *Cabrement*. L'élévation de la tête, avec approfondissement de l'ensellure dorsale, est le résultat ordinaire de la conjonction totale. Mais l'élévation de la tête peut se combiner avec le mouvement latéral dans les conjonctions partielles. Cette variété de déplacement, qu'on peut désigner sous le nom de *circumduction céphalique*, s'aperçoit aisément quand l'attache pédiculaire est serrée (N° 8).

4° *Le déterminisme des mouvements.*

a) L'aspect général de la courbe (p. 413). — *b*) La torsion sur l'axe longitudinal (p. 413). — *c*) Le rejet du fond de la courbe du côté opposé à la contraction (p. 413). — *d*) Le retour à la ligne médiane (p. 413) *e*) Le cabrement (p. 414). — *f*) La circumduction céphalique (p. 414). — *g*) Le frottement de l'extrémité caudale sur le vitellus (p. 414).

Il importe, pour évaluer l'importance des conditions mécaniques, de se rappeler les dipositions anatomiques déjà signalées : les longueurs relatives des divers segments du corps, leur forme, leur situation, la constitution du pédicule à sa base et l'élargissement des cœlomes. Le mouvement est évidemment la résultante de l'effort des myotomes actuellement contractiles, luttant contre diverses résistances provenant de l'embryon lui-même ou de ses annexes.

a) *L'aspect général de la courbe.* L'augmentation de la puissance contractive des myotomes placés derrière le 7e et le relâchement léger du lien pédiculaire antérieur s'associent dans l'effacement du pli céphalique primitif (pl. c. fig. XXXIV). Le fond de la courbe désigne, comme nous l'avons vu, la place du « myotome initiateur ». L'avènement de la contraction, à la limite du segment postérieur libre, détermine l'apparition d'un pli à son union avec le territoire pédiculaire, immobilisé par l'attache vitelline (fig. XXXVIII).

b) *La torsion sur l'axe longitudinal accompagne,* depuis le début des mouvements (fig. VII), le déplacement céphalique ; son déterminisme est ici le même qu'aux stades précédents. Le déplacement postérieur de la courbe est en général trop faible pour laisser voir une torsion semblable ; cependant on a signalé, chez le N° 4, une inclinaison dorsale vers le centre de courbure, alors que le déplacement caudal ne s'accompagnait pas de frottement vitellin ; elle résulte en partie du même mécanisme que la torsion céphalique ; il s'agit d'un raccourcissement des fibres musculaires plus étendu dans la partie myotomique sus-chordale que dans la région inférieure fixée par l'attache vitelline.

c) *Le rejet du fond de la courbe du côté opposé* à la contraction tient, comme auparavant, à la fixation de l'embryon, par les bords du pédicule plutôt que par sa partie moyenne, qui se relâche ; un début de relâchement des liens pédiculaires est visible sur la figure XXXVIII.

d) *Le retour à la ligne médiane.* L'ensemble du pédicule constitue toujours une amarre longitudinale assez ferme pour ramener au repos, dans son axe, la région moyenne de l'embryon, grâce à l'élasticité des tissus et particulièrement de la chorde dorsale. Ce *retour constant à la ligne mé-*

diane de départ est une circonstance heureuse ; c'est elle qui permet à l'observateur l'appréciation du rythme et la mesure de l'ampleur des contractions successives ; grâce à elle on peut affirmer que *la répétition d'un même déplacement prouve la puissance égale de chaque contraction unilatérale.*

e) *Le cabrement* se rapporte aux mêmes causes qui ont été indiquées au stade H ; *il est seulement plus apparent* probablement en raison du développement, plus étendu des fibres musculaires au-dessus de l'axe chordal.

f) *La circumduction céphalique* est une combinaison du cabrement et du déplacement latéral, dans les conjonctions partielles (N° 8).

g) *Le frottement de l'extrémité caudale sur le vitellus*, par suite de l'allongement rapide de la queue et de la courbure en crosse du segment postpédiculaire inactif, est un phénomène constant et régulier à la fin du stade. Il a pour conséquence de gêner le déplacement de l'extrémité, comme il est indiqué sur les figures XXXVII et XXXVIII; la liberté plus grande de mouvement, que possède la partie moyenne de la crosse, entraîne l'inclinaison de son bord supérieur du côté contracté, c'est-à-dire une torsion longitudinale d'origine étrangère à la constitution même de l'embryon, distincte de celle qui provient de la contrainte pédiculaire, et qui lui est surajoutée.

C. L'APPARITION ET LE MODE PRIMITIF DES MOUVEMENTS DU CŒUR.

I. L'apparition tardive de la motilité cardiaque. Embryons SIII, SI, B^1, SII, H (p. 415).
II. L'état avancé de la différenciation anatomique au moment de l'apparition de la motilité. Embryons IIx^2, IIx^0, IIx^1 (p. 416).
III. L'extension progressive de la contractilité sur le tube cardiaque (p. 416).

Il est fort intéressant de comparer le mode d'apparition des battements locomoteur et cardiaque. Pour reconnaître les premiers battements du cœur, j'ai ouvert l'enveloppe, enlevé rapidement les glaires du pôle dorsal et renversé l'embryon sur le côté; le cœur est alors regardé par transparence, soit sur fond clair, soit sur fond noir. L'ouverture de la coque m'a semblé nécessaire, en raison de la nécessité d'examiner la face latérale par transparence, car les mouvements sont difficiles à voir si le cœur se projette sur le fond jaunâtre de la boule vitelline. Je ne pense pas que le contact direct de l'eau de mer à la surface de l'embryon puisse arrêter les battements en quelques minutes, car les battements du cœur qui ont été notés, n'ont faibli et disparu qu'au bout de plusieurs heures. Le procédé adopté a donc l'avantage de montrer sans conteste les caractères de l'onde, sans être malfaisant. Il ne pro-

voque la cessation du mouvement que si l'on a blessé l'embryon, et, dans ce cas, le mouvement locomoteur s'arrête aussi (voir Irritabilité), mais l'arrêt est tardif. Le premier contact de l'eau de mer stimule l'activité des myotomes et l'on peut penser que la même action excitante s'exerce aussi sur la fibre cardiaque,

I. — Un premier fait intéressant est la *naissance tardive de la motilité cardiaque, par rapport à la motilité myotomique.* L'apparition des battements du cœur a lieu *dans la seconde moitié et parfois au début du troisième tiers du stade I*, quand le rapport L.t. : L.pp. est de 3 environ. La contraction du cœur survient ainsi trois jours environ après celle des premiers myotomes, à la température de 16 degrés ; elle est contemporaine de la contractilité des 19e et 20e myotomes du tronc. Voici le résumé de quelques observations :

SIII (N° 1 stade G, fig. VII). Pas de battement ; le tube cardiaque, presque rectiligne, montre un léger rétrécissement atrio-ventriculaire et une dilatation légère de la région auriculaire.

SI (N° 3, stade I, L.t. : L.pp. = 3,4 ; fig. XXVI et XXXIII). Pas de battement ; l'oreillette et le ventricule sont très distincts ; la première est notamment plus large que le second ; l'orifice auriculo-ventriculaire est étroit. L'embryon, sorti de la coque en très bon état, manifeste, au moment de l'examen, des mouvements locomoteurs très réguliers.

Bl[1] (N° 7, stade I, 51e heure du mouvement locomoteur. Temp. d'élevage : 20° C. environ, seconde moitié du stade I, L.t. : L.pp. = 3,15). Pas de battement, 3 minutes après l'ouverture de la coque, c'est-à-dire le temps de dégager l'œuf des glaires et de le tourner sur le côté. Les mouvements locomoteurs continuent. Le cœur se présente sous l'aspect d'un tube légèrement contourné.

SII (semblable à I[2] du stade I (fig. XXVIII à XXXI), c'est-à-dire appartenant au troisième tiers du stade, L.t. : L.pp. = 2,93. Temp. 16° C.). Contraction lente vermiforme du tube cardiaque, partant, toutes les 5 à 6 secondes, de l'extrémité vitelline de l'oreillette.

H(N° 4 du stade I, L.t. : L.pp. = 3,07, fig. XXVII et XXXIV). Le cœur bat ; il est contourné et présente une différenciation déjà nette en oreillette et ventricule ; des ondes faibles et de venue irrégulière semblent être les premières manifestations fonctionnelles, altérées peut-être dans leur rythme par l'isolement d'une plage blastodermique dorsale, qui a permis le renversement facile de l'embryon et l'examen du cœur par transparence.

II. — L'apparition des battements se produit donc dans la seconde moitié du stade I; mais un second fait découle de ces observations, c'est *l'état avancé de la différenciation anatomique au moment de l'apparition de la motilité*; non seulement le tube cardiaque est contourné, mais déjà le ventricule et l'oreillette, distincts l'un de l'autre, forment des cavités séparées par un orifice étroit, pendant que le sinus n'est encore qu'une région mal délimitée de l'oreillette.

III. — Poursuivons notre enquête. Les embryons IIx, dont l'irritabilité myotomique a été explorée par les agents mécaniques, apportent quelques précisions nouvelles.

IIx² (N° 2, Irritabilité; L.t. : L.pp. = 3) ne montre pas encore, à 16° C., de battement cardiaque.

IIx° (N° 6, Anatomie, fig. XXXII; N° 3, Irritabilité; L.t. : L.pp. = 2,83) a un cœur mobile qui, à 17° C., présente toutes les 3 secondes environ, un léger mouvement péristaltique du sinus et de l'oreillette; l'onde ne *paraît pas se propager sur le ventricule,* plus étroit que la cavité atriale; le canal bulbaire, qu'on ne distingue du ventricule que par son calibre plus étroit et son orientation différente, ne présente aucune contraction.

IIx¹ (N° 7, Anatomie; N° 4, Irritabilité; L.t. : L.pp. = 2,65) montre les trois cavités cardiaques animées d'une onde vermiforme, à point de départ sinusien; la propagation envahit le ventricule, mais *s'arrête au premier tiers du bulbe.*

Ces dernières constatations montrent que *la contractilité n'est pas établie d'emblée jusqu'au bout du tube cardiaque*; elle est limitée d'abord à la moitié postérieure, au sinus et à l'oreillette, puis envahit progressivement le ventricule et le bulbe; *elle avance peu à peu sur celui-ci, comme on voit, sur les bandes myotomiques, l'onde propagée gagner des myotomes de plus en plus éloignés de la tête* A la fin du stade I, le tiers postérieur du bulbe est seul à se contracter.

D. La durée du stade I et l'estimation de l'age des embryons examinés.

I. Œufs d'été (p. 417). — Embryons *z* (p. 417), I² (p. 418), IIx° (p. 418), IIx², IIx¹ (p. 419), BI¹ (p. 419), *h* (p. 419
II. Œufs d'hiver (p. 420). — Embryons SB*a*², SB*a*³, SB*a*¹ (p. 420).
III. Comparaison avec les résultats de Van Wyhe sur *Pristiurus* (p. 420).

Nous avons reconnu que les embryons à trois fentes branchiales pouvaient être sériés par le rapport L.t./L.pp., dont la valeur oscille entre 4 (stade H) et 2,5 (stade K). Au premier tiers de l'étape est

l'embryon E (N° 1, Anat.; r = 3,88); à l'union du premier et du second tiers se placent les embryons D (N° 2, Anat.; r = 3,5) et SI (N° 3, Anat.; r = 3,4); dans le second tiers et près du troisième, est classé l'embryon H (N° 4, Anat.; r = 3,07; entre les 2e et 3e tiers, se classe IIx^2 (N° 2, Irrit.; r = 3); enfin les I^2 (N° 7, Anat.; r = 2,93), IIx^0 (N° 6, Anat.; r = 2,83) et IIx^1 (N° 7, Anat.; r = 2,65) appartiennent au 3e tiers.

Mais ce rapport ne sert à classer que les embryons sortis de l'œuf, c'est-à-dire destinés à périr à brève échéance à la suite de leur contact avec l'eau de mer. Au point de vue physiologique, le problème utile, mais en même temps difficile à résoudre, est de mesurer *l'âge des embryons dans l'œuf*. Pour y parvenir, nous allons examiner certains embryons, pris comme repères, chez lesquels nous avons noté la date d'apparition du mouvement, la température d'élevage et les caractères morphologiques visibles, tant à travers la coque qu'après fixation. Par comparaison, nous pourrons ensuite évaluer approximativement, la marche de la croissance, aux diverses températures, chez tout embryon vivant dont les conditions de culture, et l'instant du premier mouvement sont connus.

La température étant le facteur le plus important de la rapidité du développement, nous séparerons les œufs en deux groupes, suivant qu'ils ont été étudiés à une température élevée, ou à une température voisine de la normale, c'est-à-dire en été ou en hiver.

I. *Œufs d'été.*

Les embryons dont l'examen est le plus précieux, sont l'embryon *z*, sacrifié au début du stade K, l'embryon I^2 et les trois embryons IIx.

N° 8 (Mouv.) *Embryon z.* Il a été fixé à 98 h. 45, c'est-à-dire à 4 jours et près de 3 heures du premier mouvement. A ce moment, il présente l'indication de la 4e fente qui marque le commencement du stade K. L'élevage ayant été fait à 16-18°, nous estimons qu'à cette température (17° en moyenne) le stade K est atteint vers la fin du 4e jour. Nous avons, d'autre part, fixé à la 48e heure la fin du stade H, dont le début coïncidait avec la 3e heure du mouvement ; la durée moyenne de chacun des stades H et I peut donc être évaluée, par cette seule observation, à environ deux jours pour une température moyenne de 17° C., étant entendu que les deux premières heures du mouvement appartiennent à la fin du stade G.

N° 5 (Anat. et Mouv.) *Embryon* I^2. Température moyenne : 18° C. Fixé 72 heures après le début de la motilité, il appartient déjà au 3e tiers du stade I (fig. XXVIII à XXXI, L.t./L.pp. = 2,93) ; son développement, rapide, aurait certainement atteint le stade K avant la fin du 4e jour, à la même température.

Nos 2, 3, 4 (Irrit.) *Embryons* IIx. Ils ont été élevés dans les mêmes conditions ; nous avons, chez eux, fait coïncider autant que possible les observations biologiques et anatomiques. Voici d'abord les conditions de culture : les trois œufs furent reçus de Roscoff le 21 juin, à 15 heures, après un voyage de 4 jours ; à l'arrivée à la Sorbonne la température de l'eau était de 18° ; à 19 heures, elle montait à 19° ; les œufs furent déposés à plat, dans un large cristallisoir, sous une couche de 6 cent. d'eau ayant servi au transport ; puis ils furent relégués dans une chambre obscure et close, à l'abri des variations brusques et étendues de la chaleur. Les températures, des jours suivants, prises dans l'eau du cristallisoir, furent :

JOURS	9 HEURES	19 HEURES
22 juin	19°	20°
23 juin	18° 5	19° 5
24 juin	18°	17° 5
25 juin	17°	17°
26 juin	16°	15° 5

La chaleur fut donc lentement décroissante depuis le début de l'observation, suivant en cela, mais sans à-coup, la baisse générale extérieure de la température.

Le début du mouvement, variable suivant les embryons, commença pour le plus précoce, IIx°, 23 heures après son arrivée au Laboratoire.

IIx°. Début du mouvement : 22 juin, à 14 heures ; fixation : 25 juin, à 18 h. 30 ; durée du mouvement : 3 jours 4 h. 30. m. Anatomie : L.t./L.pp. = 2,83 fig. XXXII. Il se place donc après I^2 (L.t./L.pp. = 2,93), dans le 3e tiers du stade I.

IIx^2. Début du mouvement : 23 juin, à 9 heures ; fixation : 26 juin, à 15 heures ; durée du mouvement 3 jours 6 heures. Anatomie : L.t./L.pp. = 3. Ce rapport le place au seuil du dernier tiers du stade I ; malgré que l'embryon soit d'une heure et demie plus vieux que le précédent, il montre donc une évolution un peu moins avancée ;

la diminution légère de la chaleur est la cause de ce retard.

IIx[1]. Début du mouvement : on constate, le 23 juin à 9 heures, que le mouvement est assez accentué pour se transmettre jusqu'à mi-corps ; l'embryon est alors arrivé au stade H et le début peut être considéré comme ayant eu lieu 2 heures avant, vers 7 heures. Fixation : 26 juin, à 16 h. 20'; durée approximative du mouvement : 3 jours, 18 h. 30. Anatomie : L.t./L.pp. = 2,65. Le rapport, au seuil du stade K étant 2,50, nous constatons, comme pour l'embryon *z*, que la fin du 4e jour, à une température moyenne voisine de 17°, marque la terminaison du stade I.

Les résultats dans leur ensemble sont donc suffisamment concordants pour nous permettre de conclure qu'à 17° C. de moyenne, l'embryon met deux jours à traverser le stade I, de même qu'il a mis 2 jours, à la même température, à passer tout ensemble la phase mobile des stades G et H. Ces conclusions sont appuyées par l'examen des embryons Ix° et Ix[2], de la même série que les IIx, et qui, fixés à 4 jours 12 heures de la motilité, sont au début du stade K; nous les retrouverons dans un autre mémoire, à l'étude de la liaison neuro-musculaire.

Les autres embryons d'été du stade I viennent inscrire leurs caractères dans des limites de temps voisines des précédentes, en rapport avec la température d'élevage.

Le N° 7 (Mouv.) *Embryon* Bl[1], élevé à 20°, se place déjà à la 51e heure de la motilité (fig. XXXVI, L.t./L.pp. = 3,15) à la fin du 2e tiers du stade I; on saisit donc ici l'influence très considérable de la température sur la vitesse du développement.

Le N° 6 (Mouv.) *Embryon h*, élevé à 18°-19° et fixé à la 67e heure du mouvement (fig. XXXV, L.t./L.pp. = 2,8) est plus avancé.

Il résulte de ces observations que l'*apparition des poches branchiales, sur laquelle est fondée la sériation, n'est pas notée au même moment par l'examen externe et par l'étude histologique; celle-ci la dénonce plus tardivement.* La transparence des tissus démontre donc la présence d'une poche sur l'embryon entier, avant que l'étude des dispositions structurales permettent son signalement sur les coupes. Nous ne devons pas nous baser sur le seul examen histologique pour définir exactement un stade du développement, mais il y a peut-être avantage à effectuer la sériation par les seuls caractères externes, afin d'obtenir un classement rapide univoque et précis.

II. *Œufs d'hiver.*

Les indications, recueillies depuis le stade G, montrent que les N°s 10 et 11, SBa^3 et SBa^2, ont évolué à une température de 15° environ, supérieure de 1° à la température moyenne des fonds où les œufs sont déposés dans la Méditerranée ; ils ont subi, côte à côte, les légères fluctuations du milieu ambiant, en l'espèce, une chambre fermée et obscure, et quelques montées de chaleur passagères au moment de leur examen journalier. Les renseignements décisifs sur l'état anatomique au stade I font défaut, parce que ces embryons ne furent sacrifiés qu'au stade K ; cependant nous avons, pour nous guider, la vue dorsale de l'embryon dans la coque et particulièrement la longueur relative des divers segments, traduite sur les diagrammes du mouvement (fig. XXXVII et XXXVIII) 5 jours 18 et 19 heures après le début des contractions. Nous avons noté que leurs mouvements commencent au même moment, le 10 janvier 1918, à 15 heures. Les caractères présentés pendant le stade K, à l'ouverture de l'œuf, permettent encore d'évaluer *a posteriori la date approximative du passage entre* K et I. Nous déterminons, par ces moyens, que le N° 10 atteint le début du stade K 8 jours 6 heures après la naissance du mouvement, et nous estimons qu'à la date où son observation est exposée (5 jours et 19 heures), il se trouve aux 2/3 du stade I ; en effet, si l'on prend le rapport L.t. : L.pp. sur son diagramme (fig. XXXVII) on obtient le chiffre 3.

Le N° 11, SBa^2, a un diagramme (fig. XXXVIII) qui le désigne comme un peu plus avancé, car le segment post-pédiculaire n'est pas contenu 3 fois dans la longueur totale.

Le N° 9, SBa^1, cultivé entre 10 et 12°, c'est-à-dire à une température plus basse que les deux précédents, inférieure à celle du milieu naturel, a été observé 5 jours 2 heures après la naissance du mouvement ; à ce moment, il appartient encore au début du stade I.

III. *Comparaison avec les résultats de* Van Wyhe *sur Pristiurus.*

Nous pouvons comparer l'ensemble de ces résultats à ceux de Van Wyhe (**1889**, p. 140), obtenus sur un *Pristiurus* qui fut observé, du 27 mars au 23 avril, à une température de 16°, probablement à travers une coque exceptionnellement transparente ; l'auteur ne donne aucun repère anatomique, aucune désignation de passage aux stades H et I de Balfour, mais seulement quelques indications de longueur et de mouve-

ment. Les stades H et I paraissent durer chacun 3 jours ; nous avons estimé que le stade H commence quand l'auteur déclare, le 6 avril, que « la tête bouge », et finit le 8, quand « la queue bouge » ; la longueur pendant le stade oscille entre 4 et 5 mm. Pour nous, le stade I de cet embryon va du 9 au 12 avril ; il débute quand l'embryon a « presque 5 mm. » et finit quand il a « plus de 5 mm. »

Ces estimations contribuent à souligner l'*influence très considérable de la température sur le développement des Sélaciens* : ainsi, à 15°, SBa^3 (N° 10, stade I) met, depuis l'apparition du mouvement, 8 jours 6 heures à atteindre le stade K ; à 16°, l'embryon de Van Wyhe met 6 jours à parvenir au même point ; à 17°, notre embryon *z* (N° 8, stade I) met 4 jours à parcourir les mêmes étapes H et I, à raison de 2 jours environ par étape, la motilité pendant le stade G ne durant que 2 heures. Ainsi pour un abaissement de température de 2 degrés, de 17° à 15° C., la durée des stades serait doublée.

Une remarque intéressante, au point de vue des rapports qui lient les constatations recueillies par l'examen externe et les renseignements donnés par les coupes, a été faite à propos du N° 6 (Mouv.). Les coupes ne signalent la 3e poche branchiale que comme esquissée ; or, les caractères extérieurs de l'animal vivant (fig. XXXV) montraient que le segment postérieur au pédicule mesurait plus du tiers de la longueur totale et que par conséquent, l'embryon est à la fin du stade I ; la 3e poche branchiale était très visible. Une constatation semblable a été faite chez l'embryon *z* (N° 8, Mouv.) pour l'apparition de la 4e poche branchiale : c'est à peine si, sur les coupes, on voit, à son niveau, l'ébauche d'un recessus de la membrane pharyngienne vers l'extérieur, alors que l'embryon entier montrait nettement, par transparence, sa 4e fenêtre branchiale.

CHAPITRE V

Discussion des résultats

Les auteurs qui, jusqu'à présent, ont examiné les premiers mouvements des Sélaciens n'ont pas reconnu que la contraction était aneurale et rythmée ; nous n'avons donc pas à discuter cette question avec eux.

Pour n'avoir pas suivi séparément le mouvement de chaque bande musculaire, ils n'ont pas observé son rythme régulier ; pour ne l'avoir

pas analysé suivant l'état variable ou constant du milieu, ils n'ont pas constaté son indépendance vis-à-vis de tout autre fonctionnement particulier de l'organisme.

Le problème de l'origine nerveuse ou musculaire de la contraction domine le débat. Sans entrer dans le vif de la querelle entre myogénistes et neurogénistes, et sans entamer d'une manière prématurée une discussion qui sera mieux placée après l'exposé complet des documents, je puis cependant faire remarquer que la connaissance des mouvements rythmés du corps, chez *Scylliorhinus canicula*, fournit un nouvel argument à ceux qui considèrent la substance musculaire comme capable d'une contraction propre en dehors du système nerveux. L'observation et l'expérience viennent à l'appui de cette assertion et il peut être intéressant de définir la part qui revient à l'observation dans la démonstration de l'origine musculaire des premières contractions. On pourrait imaginer qu'il existe, primitivement, deux systèmes nerveux fonctionnels, un droit et un gauche, absolument séparés l'un de l'autre et dirigeant les mouvements indépendants de chacune des bandes myotomiques latérales, et on pourrait supposer qu'à l'époque où le balancement égal vient prouver, par sa persistance, l'établissement d'une coordination bilatérale, les deux systèmes nerveux, auparavant distincts, se fusionnent. Mais l'examen des faits n'est pas d'accord avec cette hypothèse ; en effet, au début du stade K, quand les modifications du mouvement primitif se produisent, les premiers signes de liaison bilatérale des mouvements sont précédés par une *phrase brève de troubles rythmiques unilatéraux ;* on observe des inversions fréquentes dans le cycle des combinaisons motrices, des répétitions d'une même contraction avant l'exécution de la contraction opposée, des augmentations anormales de la durée des pauses, qui ne dépendent pas d'une cause extérieure, telle qu'un changement de milieu. Il semble dès lors justifié d'attribuer ces troubles à une cause interne, à l'action nerveuse. Nous aboutissons ainsi à découvrir, pendant une courte période, les manifestations de deux actions nerveuses unilatérales ; mais alors, la notation des changements d'allure qu'elles provoquent nous interdit de rapporter au système nerveux le rythme absolument régulier qui caractérise les premiers stades du mouvement. L'analyse détaillée des faits, la succession des phénomènes suivie sur le même embryon, conduisent donc à la preuve de l'origine musculaire des contractions étudiées pendant les stades G, H, I.

L'observation est le seul procédé qui permette de suivre les événe-

ments de bout en bout et d'en donner une vue d'ensemble. L'expérimentation apporte plutôt la solution de problèmes particuliers; elle dégage aussi de toute incertitude la nature musculaire de la contraction primitive, en montrant sa reprise après l'ablation des centres nerveux.

A l'époque où apparaissent les premiers battements du corps, des tractus protoplasmiques radiculaires relient déjà la moelle et les myotomes. Il importe de connaître quelle est leur valeur fonctionnelle. Paton (**1907**, p. 573) est d'avis qu'ils sont susceptibles de transmettre aux muscles les impulsions nerveuses, et Graham Kerr (**1919**, p. 112) se fonde sur cette opinion pour supposer que le développement des neuro-fibrilles est le résultat du passage habituel et répété des impulsions dans ces rudiments de troncs nerveux. Les expériences que j'ai faites sur les Sélaciens et les Amphibiens ne me permettent pas de penser ainsi. Chez les premiers, le fait que la contraction rythmée des myotomes se produit en l'absence des centres nerveux, montre qu'aucune incitation ne provient de cette source. Chez les Amphibiens, j'ai montré qu'un embryon, arrivé au stade de croisement sous-branchial des extrémités (**1914** *c*,) dont toute la surface cutanée est irritable et qui se contracte des premiers myotomes de la moitié postérieure du corps, ne manifeste plus, dans cette moitié postérieure, d'irritabilité tégumentaire, ni de réponse motrice réflexe, quand elle a été isolée, par une section, de la moitié antérieure (**1918** *b*). La théorie des « ponts nerveux protoplasmiques » de Hensen, même modifiée dans le sens de Kerr, doit donc être abandonnée au point de vue fonctionnel.

Les auteurs qui m'ont précédé dans l'étude du mouvement chez les embryons de Sélaciens ont donné sur quelques phénomènes connexes et sur certains faits biologiques, dont j'ai fait état, des informations intéressantes à contrôler. Pour la partie anatomique, je renvoie le lecteur à la comparaison des embryons avec les types classiques, à propos desquels les opinions divergentes ont été exposées. Je rappelle que Balfour (**1876**) a, le premier, attiré l'attention sur le caractère embryonnaire spécial et le rôle respiratoire des premiers mouvements. (Voir Introduction.)

J'envisagerai d'abord la question de l'apparition des mouvements locomoteur et cardiaque et je critiquerai ensuite le travail de Paton (**1907**), où les mouvements des embryons de Sélaciens ont été décrits.

Balfour signale seulement au stade I les premiers mouvements spontanés, dont nous avons remarqué l'apparition dès la fin du stade G.

D'après lui, ils « consistent en quelques excursions rapides de l'embryon d'un côté à l'autre, produites par un mouvement serpentiniforme du corps » (p. 291). Cette description ne peut s'adresser qu'à un mouvement déjà bien développé; car les premiers déplacements ne présentent pas d'ondulation. Cependant l'auteur signale plus loin (p. 322), au stade H, la présence de muscles longitudinaux striés des protovertèbres qui « presque en même temps deviennent fonctionnels ».

Van Wyhe (**1889**, p. 490) note les premiers battements du cœur sur l'embryon de *Pristiurus* dont j'ai parlé, à propos de la durée du stade I; ils surviennent quand la longueur atteint presque 4 mm. ; la tête bouge ensuite, le lendemain, quand la longueur dépasse 4 mm., et la queue remue 2 jours après, alors que l'embryon a environ 4 mm. 5. Pour cet auteur, la contraction cardiaque précède la contraction myotomique; j'ai constaté, au contraire, chez *Scylliorhinus*, qu'elle est beaucoup plus tardive.

Paton (**1907**) se borne aussi, dans le classement des embryons qu'il décrit, à des mesures de longueur, c'est-à-dire à des approximations ; il voit (p. 537) le mouvement locomoteur apparaître occasionnellement chez *Pristiurus* quand il atteint 3 mm. 5, et se présenter d'une façon régulière, avec des caractères définis à 4 mm.; il ne semble pas avoir observé le tout premier début, car il signale, à l'apparition du mouvement, un déplacement caudal. Pour le cœur, il indique (p. 539) qu'à 4 mm., les battements sont si bien développés qu'ils peuvent être aisément reconnus, mais il ajoute plus loin (p. 543), qu'il n'a noté que deux ou trois fois, à 4 mm., une activité cardiaque indubitable; de plus, il ne commence à compter le nombre des battements, dans son tableau de la page 544, qu'à partir de 5 mm.

D'après mes résultats, les premiers mouvements du corps se présentent à la fin du stade G ; l'embryon de *Scylliorhinus canicula* possède alors 3 mm., 3 à 3 mm,5; mais ces indications de longueur sont tout à fait secondaires en face des véritables caractères anatomiques que j'ai décrits, les seuls capables de fixer l'étape du développement.

La mobilité du cœur est plus tardive que ne le disent les auteurs précédents; il bat, au plus tôt, dans la seconde moitié du stade I (Voir § C, p. 414), c'est-à-dire 3 jours environ, après l'apparition du mouvement locomoteur, à 17° C; déjà l'organe contourné en S, montre les cavités auriculaire et ventriculaire ; le sinus commence à se différencier de l'oreillette, mais le bulbe n'est pas encore distinct du ventricule. A ce

moment, l'embryon a près de 5 mm. ; ce renseignement de la longueur n'est donné que pour permettre une comparaison avec les indications semblables des auteurs précédents.

Paton, pour examiner les caractères du mouvement locomoteur, après un vain essai d'observation à travers l'enveloppe opaque, a sorti les œufs de la coque, et les a plongés dans une solution de NaCl normale ou de NaCl à 3 1/2 p. 100. J'ai, au contraire, observé les embryons dans leur enveloppe, grâce au *procédé de l'exfoliation superficielle* qui permet de conserver en vie les embryons examinés. Comme milieu d'examen direct et d'expérience, j'ai pris l'eau de mer, jugeant que, malgré sa nocivité, elle était plus rapprochée encore de la composition du milieu ovulaire que la solution de NaCl. J'aurais pu me servir d'une solution mixte de NaCl et d'urée, chacun de ces sels en proportion de 2 p. 100, ainsi que le recommande Baglioni pour l'étude du cœur des Sélaciens adultes (**1907**), ou encore du liquide de Fuhner (**1908**) dont la formule est plus complexe ; j'ai préféré, dans cette première étude, me servir simplement du milieu ambiant extra-ovulaire, où les mouvements ne présentent, pendant quelques heures, aucune modification appréciable de leurs caractéristiques.

Au point de vue physiologique, les renseignements recueillis par Paton sont superficiels et ses conclusions erronées. L'auteur confond les modes musculaire et nerveux. « Several of these movements, more or less rythmic in character, occur at intervals of one or two seconds, and are followed by a pause of several seconds, and then the cycle begins again » (p. 538). *La pause de quelques secondes est caractéristique du type nerveux du mouvement, c'est un arrêt ;* la qualification de « plus ou moins rythmique » ne peut s'adresser qu'à la relation variable entre les mouvements bilatéraux et ne concerne pas la révolution toujours régulière d'une même contraction latérale. L'auteur prend soin de souligner qu'il n'a aperçu aucune différence fondamentale entre les excursions individuelles du corps aux stades primitif et avancé du mouvement : « The differences are merely those of degree, but not of kind » (p. 538).

Paton considère le conflit des deux mouvements latéraux comme la manifestation d'un *mouvement préagonique*, spasmodique (p. 539); cependant il ajoute que ces mouvements spasmodiques ne diminuent pas d'intensité avant la mort, et que le moment exact où ils commencent varie chez les divers embryons. Nous savons, au contraire, que la

phase de conjonction se produit *en pleine activité*, et représente une des combinaisons normales et régulières du cycle des mouvements.

Au point de vue de l'aspect actuel de la flexion, PATON signale que le pivot du déplacement est au point d'attache de l'embryon à l'œuf ; mais l'attache est très large ; peut être n'entend-il parler que du bord antérieur du pédicule ? Celui-ci, par sa fixité, force en effet le corps à se couder dans la contraction ; il ne le fait cependant pas tout au début des mouvements, ainsi que je l'ai montré chez les embryons d'hiver N°s 10, 11 et 12. (Stade G.)

Le degré de la température n'est pas indiqué par PATON pour l'observation du mouvement locomoteur et il n'est pas donné davantage pour la numération des battements du cœur ; les résultats énoncés manquent donc de la garantie qui pourrait leur accorder quelque valeur.

Les observations de PIGHINI (1906), sur les premiers mouvements des Sélaciens, sont assez déconcertantes ; voici ses résultats, basés sur l'étude de *Pristiurus, Scyllium, Mustelus, Torpedo* : la coque est transparente ; aucun mouvement n'existe avant les stades M, N, sauf des ondulations rythmiques, synchrones aux pulsations cardiaques et dues à l'onde du sang ; le mouvement est un signe de l'activité nerveuse, qui se manifeste à une époque très précoce du développement, c'est-à-dire lorsque l'animal n'a atteint qu'une longueur de 20 à 30 mm. Ces affirmations ne méritent pas de nous arrêter.

CHAPITRE VI

Comparaison avec le cœur embryonnaire

On connaît un grand nombre de contractions rythmées ; les unes ont été observées sur le vivant, sans intervention expérimentale, les autres ont été provoquées par des excitants chimiques. Une question préjudicielle se pose pour les premières, celle de savoir si elles sont aneurales. Il est, en effet, nécessaire de résoudre ce problème avant de faire état de leurs caractères et de les comparer aux contractions aneurales des Sélaciens dans le but d'établir le « type musculaire » du mouvement. Ainsi, les déplacements onduleux de l'amnios, dans l'œuf des Oiseaux, sont provoqués par des contractions lentes de fibres musculaires développées dans la couche du mésoderme somatique ; mais ces fibres se

contractent-elles sans le secours du système nerveux? C'est un point qui doit être élucidé avant de tenter un rapprochement. .

Les contractions artificiellement provoquées par des excitations chimiques sont d'un grand intérêt, mais ne rentrent pas dans le cadre de cette étude. Cependant, il me semble utile de répondre, par avance, à une objection touchant la réapparition des contractions rythmées après l'ablation des centres nerveux. Le milieu qui sert à l'opération et dans lequel les contractions rythmées réapparaissent est l'eau de mer ; il est donc différent du milieu ovulaire normal; dès lors, ne doit-on pas attribuer à une excitation artificielle la reprise du mouvement ? Divers faits s'opposent à cette interprétation. La pénétration de l'eau de mer à l'intérieur du corps par une blessure, loin de provoquer des contractions, a, comme nous l'avons vu, pour effet de les faire cesser et ce n'est qu'au bout d'un long intervalle de temps, qui dure souvent plusieurs heures, que le mouvement recommence (voir stade I : Irritabilité). En second lieu, l'ablation des centres dans l'eau de mer, au stade O de Balfour, n'est plus suivie de la reprise de la contraction. Enfin, pendant les stades K, L, M, N, cette reprise ne s'opère pas sur toute la longueur des bandes myotomiques ; elle se limite aux myotomes des deux tiers antérieurs du tronc; les myotomes du tiers postérieur du tronc se contractent, par suite de l'excitation propagée, reçue des myotomes antérieurs, mais ils sont incapables d'initiative propre après leur isolement. Le comportement différent, vis-à-vis du même milieu, des myotomes actifs, suivant la place qu'ils occupent, suivant l'âge de l'embryon et, d'autre part, l'influence manifestement nocive de ce milieu sur l'activité du muscle, démontrent avec netteté que l'eau de mer ne peut être considérée comme la cause de la reprise des contractions après les opérations d'ablation nerveuse. Du reste, les caractères du fonctionnement myotomique sont absolument semblables dans l'eau de mer et dans le milieu ovulaire de la coque. Dans ces conditions, on doit attribuer à la qualité même de la substance musculaire les manifestations rythmiques de la contraction.

L'étude parallèle de la contraction myotomique aneurale des Sélaciens et de la contraction cardiaque embryonnaire s'impose parce qu'elles sont, toutes deux, des exemples de fonctionnement musculaire indépendant. Chez l'adulte, l'indépendance de la contraction myotomique, vis-à-vis du système nerveux, disparaît et la fonction du cœur, bien que toujours rythmée, présente une dépendance nerveuse sur le degré de laquelle les physiologistes sont loin de s'accorder et que nous n'entreprendrons

pas de discuter ici. Nous n'exposerons pas tous les éléments de comparaison qui peuvent rapprocher les deux automatismes musculaires embryonnaires; notre étude actuelle reste limitée aux faits d'observation.

Les savants sont d'accord pour considérer les premiers battements du cœur, chez les divers animaux, comme de nature exclusivement musculaire. Même chez *Limulus*, où le myocarde adulte n'est pas automatique (Carlson et Meek, **1908**), le cœur présente un battement rythmé à une époque où nos méthodes histologiques ne permettent d'y déceler aucune fibre ni aucune cellule nerveuses. Les neurogénistes, comme de Cyon (**1899**, p. 139), disent que si le cœur n'est pas innervé à cette époque, il n'est pas non plus musculairement différencié, parce que on n'y rencontre pas tout au début des contractions, de fibrilles striées; mais celles-ci se forment pendant la première phase aneurale de la motilité, et il n'est pas légitime de refuser à la fibre striée la propriété de se contracter isolément.

Nous prendrons, comme type du cœur embryonnaire, celui du poulet, qui a été le plus étudié. Fano et Bottazzi (**1899**) ont fait une revue des principaux traits de son fonctionnement.

Chez le poulet (Chiarugi, **1887**), la striation transversale commence dans la première moitié du troisième jour, 24 heures après la première contraction, tandis que les cellules ganglionnaires ne font leur apparition qu'au 6e jour, par migration du sympathique (His jun., **1891**). Pour Schockaert (**1909**) les premières ébauches des myofibrilles s'aperçoivent déjà chez l'embryon de 2 jours, mais ne sont bien visibles que chez l'embryon de 3 jours.

Dans les myotomes des Sélaciens, les fibres musculaires sont constituées avant que l'on puisse déceler la moindre trace de fibrilles nerveuses au sein de la substance musculaire. Balfour (**1876**) a vu que la naissance de la striation était contemporaine des premiers mouvements ; Paton (**1907**, p. 550) a constaté la présence des myofibrilles au niveau des connexions intermyotomiques, dès l'apparition de la motilité. A ce moment, l'embryon de *Scylliorhinus canicula* a 3 mm. 5 environ pour Paton et c'est plus tard, dans des embryons de 5 à 6 mm., qu'il a réussi à imprégner, entre la moelle et les myotomes, des neurofibrilles.

A quelle époque peut-on considérer le système nerveux comme fonctionnel dans le cœur du poulet ?

C'est à la 150e heure, au plus tôt, que Pickering (**1896**), par des stimulations électriques, obtint un arrêt des battements, au lieu d'une

augmentation de la force des contractions. De même, le nitrate de muscarine de 50 à 140 heures, n'a pas d'action, mais il déprime et arrête en diastole des cœurs de 9 à 10 jours ; la dose de muscarine nécessaire pour produire l'arrêt diminue avec l'âge de l'embryon. Donc, sans contestation, jusqu'au 7e jour, le cœur du poulet garde un mécanisme purement musculaire. Plus tard, à partir du moment où les cellules nerveuses font leur apparition, la question se pose de savoir si elles sont ou non fonctionnelles. Bottazzi (1897), admet que l'autonomie musculaire cardiaque persiste jusqu'à l'éclosion, pour cette raison que, pendant toute la vie embryonnaire, le cœur ne ressent pas l'effet inhibiteur du vague. La muscarine et l'atropine n'agissent pour cet auteur, du 11e au 20e jour d'incubation, que sur la fibre musculaire; cependant ces substances peuvent influencer les cœurs embryonnaires de Mammifères dès les premières périodes de leur développement (Pickering, 1896); mais les fibres musculaires du poulet, contrairement à celles des Mammifères, devraient atteindre un certain degré de différenciation pour être irritables par ces poisons.

Le rythme du cœur serait irrégulier, au début des battements, pour Preyer (1883), et même des régions ventriculaires éloignées se contracteraient simultanément ; mais ce phénomène n'a pas été observé par Fano (1885), et His (1891) considère le rythme des premiers mouvements comme régulier. Celui de la contraction myotomique aneurale présente une périodicité parfaite, *en milieu stable*, dès son apparition.

Preyer dit que les contractions ne sont pas plus fréquentes pendant les premiers jours que par la suite et que, entre le 4e et le 11e jour, il n'existe pas de différence notable. Ces indications sont conformes au résultat noté chez les Sélaciens, que la croissance intervient peu dans le nombre des renouvellements. C'est en effet la qualité du muscle, et non pas la quantité de substance musculaire fonctionnelle, qui détermine le cycle des réactions et commande le retour du mouvement. La croissance augmente seulement la durée de la propagation, l'amplitude et la force du déplacement. Ces différentes constations nous mènent à conclure que, dans un milieu constant et à une époque donnée, le rythme du cœur du poulet et celui des myotomes des Sélaciens présentent une régularité parfaite, et une vitesse qui est fonction du degré de la température.

La forme de la contraction cardiaque reste toujours la même et l'amplitude de chaque mouvement est toujours égale, à une époque

donnée. D'après Fano et Badano (1889) la contraction est une onde péristaltique qui chemine de la région veineuse à la région artérielle ; l'automaticité irait en diminuant graduellement dans le même sens, tandis que l'excitabilité, minima à l'extrémité veineuse, irait en augmentant graduellement vers l'extrémité artérielle. Sur chacune des bandes musculaires myotomiques des Sélaciens, l'onde se propage de même à partir du « myotome initiateur », mais celui-ci n'est pas constamment situé à l'extrémité antérieure de la bande ; *il recule avec l'âge*, et dans la seconde moitié du *stade* I, il se trouve placé au niveau du 10e myotome ; *la propagation se fait donc, à partir de lui, en deux sens différents*, vers l'avant et vers l'arrière. (Voir : Le mouvement actuel, aux stades H et I.)

Pour Fano et Badano (1889) l'onde de contraction arrive, à l'extrémité artérielle, plus vite par la petite courbure du cœur que par la grande ; ceci prouve que la vitesse de transmission est la même des deux côtés, car le bord concave est moins long que le bord convexe ; l'auteur trouve dans cette observation un argument contre l'idée d'une transmission nerveuse. Chez *Scylliorhinus*, dans chaque bande latérale rectiligne, la propagation de l'onde est uniforme, la preuve en est dans le cabrement de la conjonction complète, qui s'effectue dans le sens vertical.

Les recherches de Fano ont montré qu'il existe, entre le second et le 3e jour, une différenciation fonctionnelle des divers segments du cœur, déterminant la polarisation du tube cardiaque et la direction constante de l'onde contractile. Chez *Scylliorhinus* existe aussi, si l'on veut, « une polarisation » ; mais n'est-il pas plus simple de dire que les myotomes parviennent l'un après l'autre à la contractilité, d'avant en arrière, suivant l'ordre de leur développement ? Le recul du point de départ de la contraction prouve seulement qu'avec les progrès de la différenciation, *la qualité d'initiative indépendante, acquise par un myotome, après être parvenue à un maximum, subit une décroissance ; le myotome « initiateur » est celui qui possède cette qualité au plus haut degré, à un moment donné de la croissance.*

Les conditions d'activité du cœur et des myotomes sont différentes ; le premier est libre dans le péricarde, fixé seulement à ses extrémités veineuse et artérielle ; les seconds sont rattachés en dedans à la chorde, qu'ils sont chargés de fléchir. L'un est tubulaire et contourné ; les autres sont des organes pleins et longitudinaux. Les caractères généraux de la contraction les rapprochent, mais l'effet de celle-ci est différent.

Il est intéressant de noter que Pickering (1893) a observé un *tonus*

normal du cœur embryonnaire, indépendant de toute action nerveuse et modifié par l'action des poisons. CARLSON (1908 *c*) d'autre part, sur les courbes de contraction du cœur d'un *Limulus* adulte, (fig. 1) séparé de son système nerveux, mais rendu automatique par une solution de NaCl isotonique, a observé deux rythmes, un « *tonus rhythm* » et un « *fundamental rhythm* » d'origine purement musculaire; le myocarde normal, non automatique ne possède pas de tonus. lorsqu'il est séparé du ganglion nerveux. Les myotomes actifs de *Scylliorhinus* sont aussi doués de tonus; la preuve en sera donnée au stade K; en effet, ceux qui naissent à l'activité sur la crosse caudale, redressent peu à peu cette crosse dans la continuité du tronc et, sur la queue qui grandit, le lieu où commence la courbure passive vers le vitellus, marque toujours la limite entre les myotomes actifs et les myotomes inertes.

L'irritabilité du cœur est, dans ses grandes lignes, identique à celle des myotomes. D'après PICKERING (1893), le muscle cardiaque embryonnaire réagit spécialement bien aux excitations thermiques, mais il est excitable aussi par toutes les autres classes de stimulants : mécaniques, chimiques, électriques. Cependant une remarque s'impose : il faut tenir compte, dans la comparaison, de la constitution spécifique des embryons et des conditions habituelles de développement. Un animal à sang chaud ne peut avoir les mêmes réactions qu'un animal à sang froid ; et parmi les groupes de cette dernière catégorie, les espèces eurythermes ne peuvent se comporter comme les sténothermes, devant le facteur température.

Le cœur embryonnaire du poulet, s'il est maintenu dans les conditions voulues, bat avec un rythme constant pour chaque individu : pour chaque *cœur,* existe une certaine température, à laquelle sa fonction rythmique est développée au plus haut degré ; les températures, supérieures et inférieures à ce point, dépriment le rythme cardiaque ; toutefois de petites variations, pendant de longues périodes de temps, n'influent pas sur le rythme (PICKERING).

Pour POLIMANTI (1911), un cœur à développement complet (tortue) pourvu de tous ses mécanismes nerveux et un cœur embryonnaire (*Gobius*) qui en est dépourvu (d'après TSCHERMAK, 1909), ont les mêmes réactions vis-à-vis du facteur température ; il en conclut que les résultats sont indépendants du système nerveux, car ce ne peut être que la fibre-cellule musculaire qui réagisse ainsi, même dans le cœur à développement complet. L'auteur ajoute que « LOEB, se basant sur les recherches de SNYDER (1907) et de ROBERSTON sur le coefficient de la température

des pulsations cardiaques, soutient l'origine chimique des contractions du cœur» (p. 808).

Le nombre des contractions cardiaques, par minute, est variable suivant les auteurs, probablement parce qu'ils n'ont pas observé dans les mêmes conditions de température.

Les expériences précédemment citées de Loeb et Ewald (1913) sur *Fundulus*, démontrent que jusqu'à l'éclosion, c'est-à-dire pendant huit jours, le cœur de chaque embryon bat toujours le même nombre de pulsations entre 30° et 5°. Je n'ai pas compté, à chaque degré de température, le nombre de mouvements de *Scylliorhinus canicula*, mais toutes les observations prouvent l'influence prédominante de la chaleur sur le nombre des battements dans la phase régulière du rythme, c'est-à-dire entre 8° et 20°. Les myotomes de *Scylliorhinus*, poisson sténotherme, sont beaucoup plus excitables par les changements de température que le cœur de *Fundulus*, eurytherme ; de plus, tous les embryons ne donnent pas strictement les mêmes réactions. Il faut tenir compte, dans l'analyse du problème, de la *notion importante des antécédents* ; un embryon soumis déjà à une température élevée (21°-23°) ou même ayant subi longtemps l'excitation d'une température de 19-20° présente ensuite une phase de dépression, de fatigue, dont la durée varie suivant celle de la période d'affolement ou de précipitation précédente. La réversibilité des réactions n'est acquise de nouveau qu'après la réparation des désordres. Les myotomes sont, comme le cœur de *Fundulus*, un « thermomètre vivant », mais seulement dans les limites étroites des variations de température que l'on peut considérer comme normales (entre 12° et 16° par exemple, en Méditerranée) ; après des variations plus étendues, la réversibilité peut encore exister, mais n'est pas immédiate.

Dans l'exploration directe de l'embryon, les *excitations mécaniques*, portées sur le cœur et les myotomes déterminent une augmentation d'activité ; cependant l'accélération est plus vive pour les myotomes, du moins si l'on en juge par les constatations de Preyer et Sonnenkalb sur le cœur du poulet où, seul, un accroissement de 10 battements par minute a été noté. Fano (1885) a montré que l'excitabilité diminue sur un cœur qui fonctionne activement. Il est plus difficile, par des stimulants mécaniques, de troubler un mouvement myotomique à 19° qu'à 12° ou 14°. Mais l'exploration de l'irritabilité, faite au stade I, montre qu'en général les bandes myotomiques semblent plus irritables que le tube cardiaque par les agents mécaniques.

Pickering (1893) observe que le myoplasme cardiaque peut conduire les excitations mécaniques de l'extrémité ventriculaire à l'extrémité auriculaire, c'est-à-dire *en sens inverse des battements*. C'est aussi ce que j'ai constaté pour la bande myotomique et j'ai pu m'assurer, de plus, que cette conduction ne s'accompagne pas d'onde propagée ; *la conductivité de l'excitation est distincte de la propriété de propager la contraction.*

Les recherches de Preyer (1885) sur le cœur embryonnaire ont fait voir que, par un courant induit puissant, on obtient l'*arrêt du cœur en systole* et que le tétanos produit dure quelques secondes encore après que l'excitation a cessé. La piqûre profonde, la déchirure des fibres des myotomes actifs détermine, chez les Sélaciens, une *contraction tonique localisée*, longtemps maintenue ; mais pendant ce temps *le reste de la bande musculaire excitée précipite ses mouvements cloniques*. Néanmoins, quand la contraction tonique intéresse la partie de la chaîne myotomique qui possède l'initiative, de la contraction rythmée, celle-ci cesse et ne reprend qu'à la détente de la contracture.

J'ai dit, au début de ce chapitre, que le cœur embryonnaire, subissant l'excitation d'un courant interrompu, ne pouvait être inhibé avant la 150e heure (Pickering), et que, jusqu'à l'éclosion, les phénomènes d'inhibition cardiaque étaient rapportés par Bottazzi à l'action du courant sur les fibres musculaires elles-mêmes. Je n'ai *jamais obtenu, de mon côté, par des excitations mécaniques* (piqûres profondes, choc de la tête), *d'inhibition en période de contraction rythmée aneurale* ; je la provoque, au contraire, par les mêmes stimulants, en période de liaison neuro-musculaire, au stade K. Cette constatation ne nous entraîne pas à penser que tout muscle doué d'initiative est, en raison même de cette propriété, incapable d'inhibition ; car les fonctions automatiques peuvent différer et il semble bien prouvé que les cœurs embryonnaires de Mammifères sont susceptibles d'arrêt à une époque précoce de la période aneurale. Cependant, nous avons vu que l'excitation violente des myotomes initiateurs déterminait leur contracture et arrêtait ainsi la répétition du mouvement clonique ; on peut se demander si l'inhibition cardiaque embryonnaire n'a pas été confondue avec l'effet d'une contracture de la région d'initiative. D'autre part, les expériences d'automatisme chimique prouvent qu'il suffit d'une modification de milieu pour changer profondément les qualités du protoplasme ; ainsi l'inhibition, pour une cause mécanique, des séries de palettes vibratiles des Cténophores

dépend de la présence, dans l'eau de mer, de sels de calcium (LILLIE, 1908).

Parmi les excitants chimiques, nous avons constaté occasionnellement l'effet d'un *milieu carboné* ; il déprime le mouvement myotomique, de même que celui du cœur. PICKERING note qu'un excès de CO^2 diminue le tonus du cœur et par suite la tendance de celui-ci à être arrêté par un acte inhibitoire.

Les phénomènes d'arrêt du mouvement, qui surviennent, chez *Scylliorhinus* quelques minutes après les blessures faites à l'embryon (voir stade I), doivent être rapportées à la *pénétration d'eau de mer dans les tissus* ; ils montrent la stricte nécessité de certaines conditions chimiques du milieu intérieur pour la continuation des contractions rythmées. La reprise des mouvements, quelques heures après de larges opérations, est l'indice d'une restauration du milieu, devenu de nouveau propice aux processus cycliques de l'activité musculaire. Par quel mécanisme l'eau de mer arrête-t-elle le mouvement ? Nous pouvons émettre une hypothèse : il est possible que ce soit la grande quantité de calcium, mise en présence du muscle, qui l'inhibe (LOEB, 1899, LILLIE, 1908).

Il semble se produire un balancement entre les époques d'apparition, pour chaque espèce, des mouvements du cœur et des mouvements du corps. Chez le poulet, dont le cœur bat très tôt, les mouvements du corps sont lents à apparaître ; les mouvements du corps sont, au contraire, très précoces chez les Sélaciens et compensent peut-être en partie le retard des pulsations cardiaques.

Un point fort intéressant du fonctionnement cardiaque primitif, chez *Scylliorhinus*, est que l'onde, qui part de l'extrémité sinusienne, *ne se transmet pas d'emblée jusqu'au bout du tube cardiaque* ; elle n'intéresse d'abord que l'oreillette, puis se propage au ventricule et n'envahit que progressivement le bulbe. Il se produit donc, comme pour les myotomes, une accession progressive des différentes régions du tube cardiaque à la contractilité dans le sens où s'effectuent les progrès de la différenciation du tissu musculaire.

L'apparition de la motilité se fait dans le tube cardiaque d'arrière en avant, tandis qu'elle a lieu en sens inverse dans les muscles du corps.

CHAPITRE VII

La valeur comparée et le déterminisme des deux caractères principaux d'une contraction rythmée aneurale, observée sur le vivant.

Les observations recueillies, tant sur le cœur des différents animaux que sur les chaînes myotomiques des Sélaciens, mettent en relief deux caractères du mouvement qui, en dehors de toute intervention expérimentale, peuvent servir de base et de contrôle à la découverte, dans la nature, de fonctionnements semblables. Je prendrai comme type de description générale la contraction myotomique, dont les signes extérieurs sont particulièrement nets et j'examinerai ses manifestations, comme si elles ne se produisaient que d'un seul côté, sans tenir compte des faits particuliers qui résultent du double fonctionnement musculaire latéral.

Les deux caractères principaux d'une contraction aneurale sont le renouvellement rythmé et l'allure invariable du mouvement.

1° *Le renouvellement rythmé* doit-être considéré comme la propriété fondamentale d'un fonctionnement aneural. Le mouvement produit par ce fonctionnement se rapporte, en effet, à deux phases successives de la contraction des chaînes myotomiques : *a*) la *contraction initiale* ; *b*) la *propagation de l'onde* à toute l'étendue du muscle actif. La contraction initiale est le phénomène principal ; elle détermine l'onde propagée, par l'effet de son excitation. La contraction ne naît jamais en bloc dans toute l'étendue du muscle, mais en un seul point et de là se propage dans toutes les directions. Ce fait ne signifie pas que le pouvoir d'initiative se limite à une seule région, mais que, parmi les territoires actifs, l'un d'eux a une révolution plus courte, se contracte plus vite et détermine l'excitation des autres. D'après Loeb (1899) « la coordination des mouvements automatiques a pour cause le fait que l'élément dont la période est la plus rapide force les autres à adopter son propre rythme ». La section expérimentale d'une chaîne myotomique en plusieurs tronçons dévoile que plusieurs de ces tronçons sont capables de battre chacun pour son propre compte (1918 *c*).

Le tube cardiaque présente une polarité remarquablement constante ; la contraction part toujours de l'extrémité sinusienne. Les bandes myotomiques des Sélaciens présentent au contraire un déplacement du terri-

toire où naît la contraction. Le myotome « initiateur » n'a pas toujours le même rang ; le point de départ du mouvement, placé d'abord derrière l'oreille à la partie antérieure de la rampe occipitale, se trouve être au niveau du 10e myotome environ, à la fin du stade I ; il recule donc avec l'âge ; il se déplace dans le sens cranio-caudal, celui où naissent à l'activité les myotomes et où s'opèrent les progrès de leur différenciation. Toute la longueur du muscle actif paraît capable d'initiative indépendante jusqu'au stade K de Balfour, mais il y a des degrés dans cet automatisme et l'observation de l'embryon normal, en nous montrant la migration progressive, en arrière, du point de départ du mouvement, prouve qu'il y a, pour chaque myotome, une évolution semblable des réactions qui aboutissent à la contraction. La vitesse des processus croit, avec le développement de chaque segment, jusqu'à un maximum, à partir duquel elle diminue ; c'est au moment où ce maximum est atteint dans un myotome qu'il possède l'initiative du mouvement.

Le rythme est, en milieu constant, d'une parfaite régularité. On ne peut mieux le comparer qu'à un rythme musical, dont la mesure, lente ou rapide, aurait une durée invariable tout le long du même morceau ; les temps qui composent la mesure se succèdent plus ou moins vite à la volonté de l'exécutant, mais l'allure d'exécution, une fois établie, est continuée. De même, suivant le degré de la température, le battement des myotomes se reproduit plus ou moins tôt, mais pour le même degré il revient toujours en mesure, après le même intervalle de temps.

La reproduction d'un mouvement automatique ne comporte donc, dans des conditions constantes de milieu, ni retard, ni avancement. En conséquence, l'organe qui l'exécute *ne s'arrête jamais*. Il ne connaît pas la fatigue. Il puise les éléments de son activité à l'intérieur de l'organisme et il en traduit avec exactitude l'état général, par son fonctionnement ; cependant, dans la période ontogénétique, en l'absence d'une circulation suffisante et d'une barrière tégumentaire épaisse, il semble plus docile aux sollicitations du milieu externe qu'aux relations internes. Il se montre particulièrement sensible aux conditions qui influent sur les échanges, comme la quantité d'oxygène, la température ; il signale, en particulier, les moindres changements de cette dernière. J'ai longuement décrit, aux stades G, H, I, les réactions de *Scylliorhinus canicula* aux excitations thermiques, et montré la nécessité de tenir compte, dans l'appréciation des faits particuliers, des antécédents d'élevage de chaque embryon.

La permanence d'un rythme embryonnaire, dans des conditions de

milieu constantes et favorables au développement, ne signifie pas seulement qu'il s'effectue en fonction du milieu, elle prouve aussi son indépendance vis-à-vis de toute stimulation spéciale, venue des organes voisins.

Le renouvellement rythmé traduit expressément la qualité spéciale de la substance musculaire qui la rend capable de prendre l'initiative de la contraction.

2° Le deuxième caractère d'un mouvement automatique est son *allure invariable.* Elle n'est invariable que pour une *époque donnée* de l'ontogenèse et dans un *milieu constant.* Avant de montrer les circonstances qui la font évoluer, tentons d'élucider le mécanisme de cette amplitude toujours égale pendant une phase déterminée du développement normal.

Nous avons dit que chaque déplacement était l'effet de deux processus d'origine différente, la contraction initiale, phénomène vraiment fondamental de l'automatisme et l'onde propagée, manifestation secondaire qui dérive de l'excitation causée par la première. Nous ne connaissons pas dans la nature de mouvement exclusivement limité à la contraction initiale et cela tient peut-être à ce qu'aucun des muscles doués de la propriété de se contracter en dehors de l'action nerveuse, qui ont été étudiés jusqu'ici, n'est réduit au seul territoire d'initiative ; ils sont plus étendus et l'on peut dire, jusqu'à plus ample informé, que c'est le propre de tels muscles de montrer une vague de contraction. Cependant le début du fonctionnement des myotomes, au stade G, occupe un territoire tellement étroit et détermine un déplacement si léger (N°s 10 et 11, stade G) qu'on peut soupçonner la contraction initiale d'entrer seule en jeu, mais ce n'est là qu'une hypothèse, autorisée par la petitesse du mouvement et par la considération qu'une propagation de la contraction n'ajouterait rien à l'initiative des premiers myotomes fonctionnels. En tout cas, très rapidement, à haute température, le cheminement de la contraction devient apparent (N°s 4 et 8, stade G) sur toute la longueur de la rampe occipitale.

Les deux processus se succèdent immédiatement, se combinent, et, dans un mouvement de quelque étendue, il est impossible de séparer nettement ce qui appartient à chacun d'eux. J'ai cependant montré, au stade I, que le point culminant de la courbe de flexion, situé au-dessus du pédicule, marque la place du myotome « initiateur » ; c'est en cet endroit que la première contraction se manifeste et c'est là aussi que se produit la première indication de la détente. Le maximum de flexion est atteint quand ce myotome est parvenu au maximum de sa contraction ; mais

la courbe maximale est encore produite par les contractions partielles des myotomes voisins qui, pendant la durée de la contraction initiale, ont été touchés par l'onde propagée.

Il importe de distinguer, dans la vague de contraction, «*l'onde de propagation*», qui marque le commencement de la contraction propagée, et «*l'onde de flexion maximale*», qui traduit l'arrivée successive des myotomes au maximum de contraction. Les segments les plus rapprochés du myotome initiateur et qui sont touchés les premiers par l'onde de contraction arrivent aussi les premiers, après lui, au maximum de flexion, et successivement, vers l'arrière et vers l'avant, d'après la place du myotome initiateur et l'intervalle qui les en sépare, les myotomes actifs parviennent, dans l'ordre où ils ont été touchés par l'excitation, à leur plus haut degré de raccourcissement. Le fond de la courbure maximale se déplace donc en indiquant toujours la place du myotome le plus fléchi. Quant *à l'onde de propagation* qui marque le *début* de la contraction propagée, elle est très légère ; elle se voit d'autant moins facilement, pendant les stades de contraction rythmée aneurale, que la zone musculaire active est au-dessus du pédicule qui restreint ses déplacements ; à la fin seulement du stade I, on aperçoit (fig. XXXVII et XXXVIII) un déplacement actif du segment postérieur ; ce n'est donc, au temps de la contraction rythmée aneurale, que par l'observation du resserrement myotomique, sous le microscope, qu'elle peut être décélée ; elle devient beaucoup plus apparente au stade K, en raison de la laxité plus grande du pédicule et par suite de l'extension caudale du territoire fonctionnel ; elle se révèle alors par le cheminement d'une véritable courbe, séparant la région contractée de la région encore détendue.

L'onde de flexion maximale augmente d'amplitude avec les progrès du développement. Sa propagation est d'autant plus accusée vers l'avant que le myotome initiateur a un rang plus éloigné de la tête. Cette onde modifie beaucoup l'aspect de la flexion, comme le démontre la suite des événements : en effet la courbe initiale s'accuse jusqu'au maximum de contraction du myotome initiateur, pendant que les myotomes les plus rapprochés de celui-ci augmentent progressivement leur contraction ; mais quand ces derniers atteignent à leur tour le maximum de flexion, le fond de la courbure, formé du segment initiateur, se trouvant en état de détente, s'étale et s'élargit.

Tout mouvement propagé et ondulant peut attirer l'attention et conduire à la découverte d'un fonctionnement musculaire automatique, mais

il faut se garder de penser que toutes les propagations sont de cette nature. Certains muscles tubulaires, tels que l'œsophage, l'intestin, l'uretère présentent une onde de contraction qui suit les différents anneaux musculaires, mais il est actuellement prouvé que des ordres de contraction parviennent par des fibres nerveuses, au moment voulu, à chacune des parties qui se contractent. La stimulation est envoyée soit par le système cérébro-spinal (centre de la déglutition), soit par des plexus périphériques constitués dans l'épaisseur même de l'organe.

J'ai pu fournir (**1920** *a*) un exemple nouveau de ce mode de propagation par relais nerveux successifs ; il nous intéresse particulièrement parce qu'il concerne les Sélaciens et qu'il succède à la propagation de la contraction rythmée aneurale. J'avais précédemment signalé (**1914** *a*) que « si l'on coupe en trois ou quatre endroits la moelle d'un embryon de « *Scyllium canicula*, présentant un mouvement nerveux serpentiforme « bien établi, celui-ci reprend après quelques minutes et les ondes con- « tractiles se propagent encore de segment en segment jusqu'à l'ar- « rière. » Pendant les mois qui ont précédé la guerre, j'ai continué d'expérimenter sur le même objet et j'ai constaté, aux stades M, N, O, P, de Balfour, que le nombre de métamères médullaires enlevés ou écrasés, sans que l'onde soit interrompue, pouvait aller jusqu'à 6. Ce chiffre correspond au nombre de myotomes touchés par la distribution périphérique d'un seul nerf, comme le démontrent les résultats de Braus (**1911**) obtenus au moyen de l'électrisation des nerfs moteurs, et les recherches de Müller (**1913**) sur le développement des plexus nerveux, chez *Acanthias*. Ainsi la conduction, dans la moelle des Sélaciens, ne dépend pas d'un faisceau pyramidal d'origine encéphalique (**1914** *a*, **1920** *a*) et la propagation du mouvement ondulant peut continuer, même après l'ablation d'un ruban de moelle correspondant à 6 myotomes. La transmission de l'onde, malgré des interruptions médullaires multiples, résulte d'une succession de réflexes locaux ; la contraction des premiers myotomes d'un segment, touché par les nerfs moteurs du segment précédent, fournit l'excitation, point de départ du réflexe ; cette excitation est recueillie par les prolongements périphériques des cellules géantes dorsales de Rohon-Beard, dont l'axone funiculaire descendant se rend aux cellules motrices du même côté, à une distance qui ne dépasse pas 15 myotomes (**1920** *b*).

Le mode ondulatoire du mouvement n'est donc pas l'apanage exclusif du muscle qui se contracte *de proprio motu*; cependant il ne fait jamais

défaut dans la contraction rythmée aneurale, et l'on peut dire que la propriété automatique acquise par un muscle, s'accompagne toujours, de la propriété de conduire l'excitation qui suscite la vague de contraction. La proposition inverse n'est pas exacte, car un muscle doué de la propriété de conduction peut ne pas fonctionner automatiquement. La preuve de cette assertion, trouvée chez *Scylliorhinus canicula*, sera développée dans un autre mémoire, traitant des interventions expérimentales, mais je puis la résumer de la façon suivante : l'automaticité ne se développe pas dans les myotomes du quart postérieur du tronc qui sont fonctionnels pendant le stade K, et néanmoins, la propagation de l'onde, venue de l'avant, a lieu dans cette région, après l'ablation du ruban médullaire.

La conduction d'une excitation à travers un muscle qui fonctionne en dehors des nerfs, diffère de la propagation de l'onde ; nous avons en effet, au stade I, chez *Scylliorhinus canicula*, déterminé, par une piqûre des myotomes actifs les plus postérieurs, une précipitation du mouvement ; mais le point de départ de celui-ci reste antérieur et nous n'avons jamais aperçu, aux plus forts grossissements, d'onde propagée montant vers la tête. Voici les circonstances de l'expérience : la piqûre est au 20e myotome, c'est-à-dire au-dessus du bord pédiculaire postérieur, pourtant la contraction automatique normale commence toujours à la même place, au 10e myotome. Non seulement au début de l'accélération, *mais pendant tout son cours*, il est impossible de surprendre une vague de contraction allant en sens inverse et c'est toujours le même myotome, le 10e, celui qui possède régulièrement l'initiative, qui donne le départ de la contraction. Nous devons donc penser que l'excitation provoquée par la contraction initiale est conduite, dans le muscle, *indépendamment de toute action mécanique*, telle qu'elle pourrait résulter d'un tiraillement de chaque myotome par la contraction du myotome précédent. Le fait que le myotome « initiateur » répond le premier, montre à la fois qu'il est le plus irritable et que l'excitation est conduite beaucoup plus vite que ne se produit la vague de contraction.

La conduction de l'excitation, d'après Morat et Doyon (1900), se produit dans les épithéliums vibratiles d'une manière semblable, indépendamment de toute action mécanique provoquée par le battement ciliaire. Du reste, on sait que, dans un muscle curarisé, une onde électrique négative naît sans aucun retard au point d'une excitation mécanique et au moment précis de l'excitation. « Elle se produit donc avant

la contraction, pendant la période d'excitation latente ; sa durée est d'environ 0,0004 de seconde[1]. »

Le tissu contractile des Eponges ne possède pour PARKER (**1910**, **1918**) aucune trace de nerfs et montre la faculté de conduire une excitation à des distances éloignées; mais la transmission « y est si lente et d'un ordre si faible qu'elle ressemble à la transmission dans les muscles et non dans les nerfs » (p. 39, **1910**). Peut-être l'auteur n'entend-il parler que de l'onde musculaire de propagation et non de la conduction de l'excitation ?

La conduction de l'excitation se fait probablement dans tous les sens ; nous voyons, en effet, chez les Sélaciens, quand le lieu de la contraction initiale s'est suffisamment éloigné de la tête, la propagation de l'onde s'effectuer à la fois dans deux directions, en avant et en arrière de son point de départ. Nous pouvons rapprocher de ce phénomène les faits enregistrés dans la conduction ectodermique des Amphibiens. Cette conduction aussi est *diffuse*. Une expérience simple le démontre (**1920** *g*) : chez l'Axolotl, à l'époque où, la courbure de flexion détermine le croisement pré- ou sous-branchial des deux extrémités du corps (**1914** *c*), la réponse à la piqûre de la queue est hétéro-latérale, c'est-à-dire effectuée du côté opposé à l'excitation. Si on coupe transversalement l'ectoderme, de la crête dorsale à la ligne médio-ventrale, *sur une moitié du corps*, au niveau du tiers postérieur du tronc et qu'après cette opération, on pique de nouveau la queue *du côté de l'incision*, on constate que la réponse est changée ; elle est devenue *homo-latérale*. La voie directe qui conduisait l'excitation vers la partie antérieure de l'animal étant interrompue, l'excitation a passé de l'autre côté. Le mode de la réaction nerveuse reste hétérolatéral ; c'est le côté par où vient aux centres nerveux la stimulation qui a varié.

La propriété de conduction de l'excitation est intimement liée à celle de la propriété d'initiative rythmée ; elle est, de fait, associée avec elle, car on ne connaît pas de muscle automatique qui ne possède une conductivité autonome. Le myocarde embryonnaire de *Limulus* (CARLSON et MEECK, **1908**) est à la fois conducteur et automatique, tandis que le myocarde adulte de ce Gigantostracé ne possède ni automatisme ni conductivité ; cependant, dans une solution de NaCl (CARLSON, **1908** *b*), il retrouve *à la fois* ces deux propriétés.

1. ARTHUS. Eléments de Physiologie, p. 634.

Quel est le substratum anatomique de la conduction ? Cette question ne peut être résolue que par des recherches histologiques. Au point de vue physiologique, la loi du « Tout ou rien », découverte sur le cœur par RANVIER, s'applique à toute cellule musculaire, aussi bien à celle du squelette qu'à la cellule cardiaque (KEITH LUCAS, 1909). La propagation de la contraction qui suit la conduction de l'excitation atteint, toute l'étendue du muscle actif. Mais peut-on se baser sur cette loi pour conclure *a priori* qu'une chaîne latérale de myotomes constitue une cellule unique, un tissu syncytial ? Il est prudent d'attendre la vérification des coupes pour se prononcer ; jusqu'à présent nos connaissances sur le mode de développement des protovertèbres ne sont pas favorables à l'existence d'une liaison protoplasmique entre les segments et se bornent à la constatation d'un syncytium des cellules myoblastiques qui composent chacun des segments particuliers. (GODLEWSKY et MARCEAU). Dans un autre domaine, celui des nerfs, le contact entre les neurones paraît suffisant pour permettre le passage de l'influx nerveux.

En tout cas, la structure syncytiale ne saurait être considérée comme la seule condition d'une conduction autonome ; car le myocarde adulte de *Limulus*, qui n'est ni conducteur ni automatique, est pourtant constitué d'un syncytium ; or, nous venons de le voir il devient à la fois conducteur et automatique dans une solution de NaCl. Ce fait expérimental prouve que la nature même de la constitution protoplasmique, *la qualité physico-chimique de la substance musculaire*, entre en jeu pour déterminer la conduction et que l'union anastomique des myoblastes, si elle existe, n'intervient qu'à titre de disposition morphologique capable d'en mieux assurer la réalisation.

Grâce à la conduction de l'excitation initiale et à la propagation consécutive de l'onde à toute la substance musculaire active, l'invariabilité du mouvement est acquise, à une époque donnée de l'ontogenèse, dans des conditions normales et constantes de milieu. C'est toujours le même déplacement qui se reproduit ; il a la même orientation ; l'onde propagée se manifeste de la même façon, l'amplitude des réactions est toujours égale, de sorte que le second caractère du mouvement rythmé ancural peut être comparé au premier pour sa régularité. *A ce point de vue, l'uniformité des déplacements dans l'espace équivaut à la durée égale des révolutions dans le temps.*

Mais la forme même du mouvement *varie avec la croissance* ; nous avons suivi à travers les stades G, H, I les progrès de la flexion laté-

rale et l'évolution de la torsion longitudinale. On peut dire, en général, que la valeur d'un déplacement dépend, d'une part, de la quantité de substance musculaire mise en jeu, de sa forme pleine ou tubulaire, ramassée ou étendue et, d'autre part, des résistances que le tissu contractile doit vaincre en se contractant. Le caractère de la contraction intervient aussi dans l'aspect que présente le mouvement. Celui-ci n'est jamais brusque, mais ondulant et dure d'autant plus que l'une des dimensions du muscle est plus étendue. Il importe en effet de distinguer dans une chaîne myotomique l'augmentation en épaisseur ou en hauteur et l'accroissement en longueur ; la première renforce l'organe *sur place* par addition de fibres nouvelles aux myotomes déjà fonctionnels et détermine une flexion locale plus forte ; le second résulte de la naissance à l'activité, d'avant en arrière, le long du corps, de régions auparavant inertes, qui se trouvent de plus en plus éloignées du myotome « initiateur » et prolongent ainsi la durée de l'ondulation sans augmenter la profondeur des courbes. Nous avons vu cette adjonction de territoires fonctionnels se présenter pour le cœur de *Scylliorhinus* comme pour les myotomes (stade I). Il importe, au surplus, de considérer, dans une vue générale, que le nombre des myotomes contractés, qui participent à une même ondulation, est d'autant plus élevé *que leur contraction est plus durable et que la vitesse de l'onde propagée est plus rapide* ; mais la mesure chronologique de ces phénomènes n'est pas du domaine de la simple observation.

Le rythme est *indépendant de l'étendue et de la puissance du mouvement* ; ainsi, l'âge de l'embryon chez *Fundulus* a peu d'influence sur la vitesse de renouvellement des contractions du cœur (Loeb et Ewald, **1913**) ; chez *Scylliorhinus*, le rythme est le même à tous les stades, dans les mêmes conditions ; il ne semble ainsi dépendre que de la *qualité* de la substance musculaire et nullement de sa quantité ; en revanche, il varie beaucoup, suivant les conditions de milieu et en particulier suivant la température.

L'ampleur du mouvement est, au contraire, variable avec la quantité de muscle fonctionnel. Mais elle dépend aussi, à chaque phase du développement, des conditions de milieu, susceptibles d'accroître ou de diminuer l'activité du muscle ; c'est ainsi qu'au stade G, les embryons d'été exécutent des mouvements d'abduction céphalique plus amples que les embryons d'hiver. Cependant, dans certaines limites étroites de température favorable, entre 13° et 16° C., par exemple, l'observation n'indi-

que pas de changement appréciable dans l'étendue des mouvements ; les modifications d'ampleur sont, en tout cas, beaucoup moins apparentes que les variations rythmiques. A des températures élevées, vers 20°, dans un milieu constant, l'étendue des déplacements atteint son maximum, malgré la brièveté des révolutions ; mais, la précipitation des mouvements causée par une chaleur qui dépasse 20° C., ou consécutive à une excitation mécanique du muscle, s'accompagne toujours d'une diminution d'amplitude.

Conclusion

L'œuf de *Scylliorhinus canicula*, facile à élever dans les laboratoires, même éloignés de la mer, et rendu transparent par l'exfoliation superficielle de la coque (HIS), montre, *jour par jour*, les progrès de son développement anatomique et les manifestations successives du mouvement.

I. ANATOMIE.

L'examen, *in toto*, des embryons transparents des stades G, H, I de BALFOUR permet la reconnaissance et la mise en place des principaux traits découverts par le procédé des coupes. L'examen continu d'un même embryon vivant donne souvent la clef des transformations ontogénétiques, en indiquant comment elles s'opèrent. Les caractères de la face dorsale, les plus apparents sur l'embryon observé en place, et les changements de forme qui règlent les conditions mécaniques du mouvement, ont particulièrement retenu l'attention.

Stade G (Caractère principal : une poche branchiale.) L'embryon, arrivé au seuil du mouvement, à la fin du stade G, est sessile sur le vitellus ; la rampe cervico-occipitale descend sur le dos à mi-longueur du corps. La tête, convexe dorsalement, a un profil inférieur horizontal ; le prosencéphale est sa partie la plus saillante. Un simple bouton postérieur, dégagé du vitellus, termine le corps ; il montre, à sa face ventrale, un profond sillon qui conduit en avant, près du plancher vitellin, à un *orifice qui peut-être considéré comme le reste du blastopore.*

La face dorsale, au début du stade, ne montre aucune distinction entre les vésicules cérébrales ; mais le *neuromère du facial est déjà présent, flanqué latéralement des placodes acoustiques*, dont le bord dorsal se montre concave en dedans. A la fin du stade, quand commence le mouvement, la division de l'archencéphale en prosencéphale et mésencéphale

est ébauchée, mais le pli rhombo-mésencéphalique n'est pas formé. Les neuromères visibles du rhombencéphale sont alors au nombre de deux : celui du facial et, en avant de lui, le neuromère intermédiaire entre le facial et le trijumeau. Les placodes acoustiques glissent en arrière vers le neuromère du glosso-pharyngien, qui est en formation.

Stade H. (Caractère principal : deux poches branchiales.) La tête, plus relevée, montre maintenant une concavité ventrale ; la limite entre la tête et le tronc se trouve reportée en avant, à l'union du tiers antérieur et du tiers moyen du corps et coïncide toujours avec l'angle que fait la rampe cervicale avec la partie horizontale du dos.

Il existe une *subdivision apparente des myotomes moyens de la région métotique, qui augmente, sur place, le nombre des segments occipitaux.*

Le pronéphros est visible par transparence comme une masse sombre au niveau des 3e, 4e et 5e myotomes du tronc ; il constitue un *point de repère fixe aussi important que l'oreille* précieux pour localiser les changements de la région occipitale.

L'ouverture blastoporique de la cavité endodermique est fermée. La papille cloacale naît du bourgeon terminal, sous l'aspect d'une légère saillie ventrale. Les 2e et 3e poches branchiales se forment dans la région sus-péricardique postérieure et par les progrès de la croissance, avec l'augmentation de volume du péricarde, s'avancent au-dessus de celui-ci en éclaircissant leurs parois.

La face dorsale présente les *trois vésicules cérébrales distinctes.* Il existe 4 *neuromères rhombencéphaliques* ; ce sont d'avant en arrière : le *trigéminal, l'intermédiaire* sans racine nerveuse dorsale, celui du *facial* et celui du *glossopharyngien.* Par l'inspection externe, on ne peut rattacher le placode acoustique, qui a émigré entre les renflements des VIIe et IXe paires, à aucun de ces deux derniers neuromères ; son bord dorsal est devenu *concave en dehors.*

Stade I (Caractère principal : trois poches branchiales.) La tête s'allonge, par sa croissance propre, et par l'effet de la dilatation rapide du péricarde, dont la paroi postérieure refoule en arrière le bord antérieur du pédicule ; il en résulte que la limite entre la tête et le tronc, c'est-à-dire entre le 7e et le 8e segment post-auriculaire, située à 2 myotomes derrière le cœur à l'orée du stade, se trouve au-dessus du bord pédiculaire vers sa terminaison et devant lui au seuil du stade K; l'angle, situé à l'union de la rampe cervicale et de la partie horizontale du dos, coïncide toujours

extérieurement à cette limite. L'ensellure dorsale arrive à son maximum, puis tend à décroître.

La papille cloacale, née du bouton terminal, s'avance par suite de l'adjonction postérieure de nouveaux segments ; derrière elle, la queue, qui n'existait pas au stade H, s'allonge et se recourbe en bas, formant une crosse, dont l'extrémité traîne sur le vitellus à la fin du stade.

Le pronéphros est maintenant visible à l'extérieur en lumière réfléchie, à la même place qu'au stade précédent ; il a l'aspect d'une petite baguette saillante, prolongée plus ou moins loin en arrière par le canal pronéphrétique.

On assiste à l'accroissement latéral des cavités cœlomiques sus-pédiculaires, appelées cœlomes extra-embryonnaires, qui maintiennent latéralement la région moyenne de l'embryon et lui forment un coussinet de plus en plus élevé.

Pour suivre les progrès de la croissance pendant le cours du stade, le rapport L. t. : L. p. p. est établi ; il divise la longueur totale par la longueur du segment postpédiculaire et se base sur l'allongement rapide de ce dernier, causé autant par la naissance de la queue que par le raccourcissement du pédicule ; sa valeur décroît avec l'âge ; de 4, au stade H, elle descend à 2,5 au seuil du stade K.

Le cœur ne commence à battre que dans la seconde moitié du stade I ; il présente déjà à ce moment une oreillette et un ventricule séparés par un orfice auriculo-ventriculaire étroit, mais le sinus est à peine distinct de l'oreillette et les limites du bulbe se reconnaissent difficilement.

La face dorsale de la tête montre, à travers le toit épendymaire et cutané, la fosse du rhombencéphale, dont les angles antéro-latéraux sont nettement accusés ; en avant d'eux, le neuromère dit *cérébelleux* ou *trochléaire* présente une division ; de plus un neuromère nouveau, que l'on peut appeler *acoustique*, vient s'interposer entre les neuromères du facial et du glosso-pharyngien. Les parois latérales du 4e ventricule forment, en guise de neuromères, des *renflements circonscrits et non des cavités ampullaires*. Les placodes acoustiques se creusent ; ils prennent l'aspect d'une cuvette, puis d'une cupule.

II. PHYSIOLOGIE.

Nous envisagerons successivement les caractères du mouvement, l'irritabilité et la signification générale de la contraction.

A. **Mouvement**. Le mouvement de l'appareil locomoteur de *Scylliorhi-*

nus canicula, examiné *entre* 8° *et* 20°, dans un *milieu constant* et bien aéré, présente depuis son début, effectué à la fin du stade G, jusqu'au seuil du stade K, deux caractères principaux : 1° *un rythme régulier, dû au* retour périodique de la « contraction initiale » ; 2° *une allure invariable du déplacement*, pour chaque phase de la croissance. Le *rythme est la propriété fondamentale d'une fonction musculaire aneurale*, parce que seul, il exprime la qualité qui rend l'organe capable d'initiative propre ; il est indépendant de la puissance du mouvement. Le second caractère, l'aspect invariable des manifestations à une époque donnée, dépend en premier lieu de la propagation de la contraction initiale à tous les myotomes actifs, et cette propagation résulte d'une qualité spéciale du tissu musculaire, la conductivité. L'ampleur du mouvement dépend, en outre, de la quantité de susbtance musculaire mise en jeu. De plus, elle croît ou diminue avec la température, dans les limites où celle-ci est compatible avec la régularité du rythme, c'est-à-dire entre 8° et 20° C. ; mais, pour des variations légères de la chaleur, les différences dans l'étendue des déplacements sont moins apparentes que les changements concomitants dans la vitesse du rythme. La précipitation désordonnée des mouvements qui survient au delà de 20°, ou à la suite de stimulations mécaniques, s'accompagne toujours d'une diminution d'amplitude.

Dans les processus qui généralisent la contraction à toute la substance musculaire active, il y a lieu de distinguer, dans l'ordre de leur succession : 1° *la conduction de l'excitation* donnée par la contraction initiale ; 2° *l'onde de propagation*, qui signale le début de la contraction propagée ; 3° *l'onde de flexion maximale*, dont le fond marque le myotome arrivé au maximum de sa contraction. Ces 3 processus se transmettent successivement le long de la bande musculaire, en avant et en arrière du point de départ du mouvement.

Les déplacements de l'embryon sont le fait de *deux contractions rythmées*, indépendantes l'une de l'autre, appartenant chacune à une des deux chaînes myotomiques latérales. Leur autonomie s'affirme :

1° par le mode unilatéral de leur apparition ;

2° par l'indépendance de leur rythme ; l'inégale durée des deux rythmes entraîne une suite de combinaisons bilatérales (*loi des combinaisons motrices*) renouvelées de façon cyclique tant que la différence entre les temps des deux révolutions reste la même. En suivant le cycle, si nous *partons d'un balancement égal*, c'est-à-dire d'une combinaison où les contractions opposées s'effectuent à intervalles égaux, nous voyons se pro-

duire *une boiterie*, puis une *conjonction*, pendant laquelle les contractions s'opposent ; au sortir de cette opposition, nous observons une nouvelle *boiterie, inverse de la première quant à son premier terme*, par exemple droite-gauche au lieu de gauche-droite et qui se régularise peu à peu en se rapprochant du balancement égal. Un cycle entier se compose donc de quatre *attitudes principales*, qui se succèdent et se transforment graduellement l'une dans l'autre. Le nombre des déplacements comptés pour chacune d'elles est en rapport avec la grandeur de la différence qui existe entre les temps des deux rythmes ; il est d'autant plus considérable que cette différence est moindre ;

3° par le mode spécial des réactions aux variations communes de milieu.

L'onde propagée s'étend à chaque contraction jusqu'au bout du territoire actif et le délimite. Il est intéressant de constater que cette extension progressive de la contractilité s'observe sur le cœur de *Scylliorhinus* comme sur les chaînes myotomiques. La contraction cardiaque à son début (milieu du stade I) n'existe que sur le sinus et l'oreillette ; elle envahit ensuite le ventricule, mais, à la fin du stade I, la région bulbaire antérieure se montre encore inerte.

Les conditions mécaniques du mouvement changent au cours des stades ; elles varient suivant l'étendue du territoire contractile, la puissance des myotomes, le lieu de la contraction initiale et les résistances à vaincre. C'est seulement en déterminant, à chaque étape, les conditions particulières des déplacements que l'on peut dégager les phénomènes généraux de l'activité musculaire.

L'intensité d'une contraction ne peut s'apprécier que dans un mouvement libre, c'est-à-dire exécuté en dehors de la contraction opposée et de tout obstacle extérieur.

La flexion latérale s'accompagne toujours d'un degré plus ou moins grand de *torsion longitudinale*, qui incline le dos de la tête, puis le dos du segment postérieur (fin stade I), vers le centre de la courbe.

Le fond de celle-ci, placé au-dessus du pédicule, dépasse toujours la ligne médiane, du côté opposé à celui de la contraction ; son point culminant désigne le « *myotome initiateur* ».

Le myotome « initiateur » n'est pas toujours le même ; ainsi, au début du mouvement, la contraction commence à l'avant de la région occipitale, tandis qu'à la fin du stade I, le point de départ du mouvement est au 10e myotome. *Le lieu de la contraction initiale recule donc*

avec l'âge, et l'onde propagée se fait, à partir de lui, *en deux sens différents*, en avant et en arrière.

La courbe maximale de flexion est exécutée à la fois par la contraction maxima du myotome « initiateur » et par la contraction partielle des myotomes voisins que touche successivement l'onde propagée ; au début de la détente, le fond de la courbe s'étale et s'élargit. La propagation, en avant et en arrière, du maximum de flexion, est visible pendant les étapes de la contraction rythmée aneurale, malgré la retenue des mouvements par le pédicule.

La conjonction des battements opposés donne lieu à *un arrêt fictif* du mouvement pendant le stade G, mais dès le stade H, elle s'accompagne au moment où les flexions latérales se neutralisent, d'une élévation de la tête, appelée *cabrement*. La combinaison éventuelle des flexions latérales et du *cabrement*, dans les conjonctions partielles, détermine un mouvement léger de *circumduction*.

B. **Irritabilité**. En dehors de l'exploration du muscle, faite à l'aide des agents mécaniques au stade I, je n'ai recherché l'action d'aucun facteur spécial ; cependant les embryons ont subi les fluctuations quotidiennes de la température et quelques autres variations occasionnelles du milieu.

1° *Température*. Les températures extrêmes entre lesquelles le mouvement garde ses caractères normaux, quand le milieu est constant, sont 8° et 20° ; dans ces limites, plus la température est élevée, plus le temps des révolutions est court ; par contre, la croissance n'a pas d'influence sur la vitesse du rythme ; la température agit sur l'activité générale du muscle, tandis que la croissance augmente seulement la quantité de sa substance.

Les changements rapides de température affolent le mouvement, provoquent des inversions de rythme et des répétitions inattendues. Entre 20 et 23°, les battements deviennent irréguliers et se précipitent ; au-dessus de cette température, le mouvement cesse ; ils reprennent dans un milieu plus frais, si la chaleur n'a pas été trop élevée et n'a pas duré trop longtemps. Au-dessous de 8°, les battements se renouvellent à intervalles très espacés et inégaux.

L'élévation de la température diminue le temps de la détente plus vite qu'elle n'accélère le temps de la contraction ; inversement, son abaissement accroît la durée de la détente plus vite qu'il ne ralentit le mouvement de flexion.

La suractivité du muscle aux températures élevées, compatibles avec la régularité du rythme (18°), augmente l'amplitude des déplacements ; celle-ci diminue au contraire quand la température baisse. A 20° et au-dessus, les mouvements sont à la fois plus précipités et moins étendus. Dans certaines conditions de milieu constant (température élevée atteignant près de 20°, embryon fort irritable, durée presque égale des révolutions opposées), des inversions passagères de rythme se manifestent, au moment de la conjonction, qui ramènent brusquement l'association bilatérale des mouvements à la boiterie précédente ; puis celle ci s'achemine peu à peu, de nouveau, vers la conjonction. Ces troubles légers existent probablement sur tout le parcours du cycle des combinaisons et sont mis en relief, au moment de l'opposition des mouvements, par le point de repère précis du passage en conjonction. Ils ne tiennent ni à une influence réciproque des mouvements opposés, ni à une menace d'asphyxie causée par une immobilisation prolongée.

Les embryons, qui ont subi précédemment une chaleur supérieure à 20° C, ne sont plus réglés, pour une température donnée, à la même vitesse de rythme que les embryons normaux ; ceux qui ont été soumis longtemps à une température élevée, compatible avec le rythme (19°), présentent ensuite pour quelques heures, une diminution d'activité que l'on peut mettre sur le compte de la fatigue. Le rythme des embryons élevés dans des conditions voisines du milieu naturel est au contraire *toujours fonction* des circonstances ambiantes et, en cas de changement de température, la réversibilité des réactions peut être constatée. Dans les conditions instables de température, où les embryons sténothermes de *Scylliorhinus canicula* sont élevés au Laboratoire, il importe donc pour apprécier exactement leurs réactions, de connaître leurs *antécédents*.

2° *Agents chimiques.* Le défaut d'oxygène ralentit et déprime le mouvement, qui reprend sa vigueur et sa vitesse en milieu aéré.

La dilution de l'eau de mer avec moitié d'eau douce détermine une trémulation continue.

Les échanges entre le milieu intérieur de l'embryon et l'eau de mer ambiante, qui se produisent *à la suite de blessures*, déterminent, au bout d'un temps d'autant plus court que la blessure est plus large, un *arret prolongé des mouvements*, qui peut en imposer pour la mort ; mais au bout d'un intervalle de temps variable, qui peut être de plusieurs heures à la suite d'ablations étendues, le mouvement reprend.

3° *Exploration par les agents mécaniques.* Les myotomes fonctionnels

sont les seules parties du corps qui se montrent irritables. Leur stimulation doit être directe pour être efficace ; aucune réponse motrice n'est obtenue par une action à distance. Les excitations du revêtement cutané n'ont aucun effet si elles n'intéressent en même temps les myotomes sous-jacents. Les raclages superficiels, à l'aiguille, dans la région musculaire fonctionnelle, le frottement général du corps déterminent seulement, de même qu'un déplacement forcé dans la coque, une vivacité générale plus grande du mouvement et quelques troubles rythmiques.

Les obstacles situés sur le trajet des extrémités limitent, d'une façon mécanique, leur déplacement, mais n'ont aucun retentissement sur le rythme des contractions.

La piqûre légère d'une bande musculaire latérale provoque une accélération des contractions rythmées, *limitée à la seule chaîne myotomique excitée.*

Une piqûre profonde cause une *contracture localisée* au point déchiré et une accélération du rythme dans le reste de la bande musculaire. Cependant, si la piqûre profonde est faite à l'endroit de la contraction initiale, la contracture de cette région empêche, jusqu'au moment de sa détente, le renouvellement périodique de la contraction rythmée.

Chacune des chaînes myotomiques latérales *conduit* rapidement une excitation le long de son territoire fonctionnel, depuis sa partie active la plus reculée vers sa partie antérieure, siège du myotome « initiateur », sans le concours d'une onde propagée. *La conduction de l'excitation n'est pas le fait d'une onde de contraction.*

La contracture ne se propage pas ; l'excitation qui l'a provoquée se propage seule.

L'effet d'une excitation mécanique est toujours accélérateur, jamais inhibiteur ; on ne peut considérer en effet comme un acte inhibitoire la cessation du renouvellement rythmé consécutive à une contracture de la zone initiatrice de la contraction.

Le choc de la tête et son ébranlement, par la détente d'une aiguille courbée, ne changent pas la durée des révolutions. Le plissement forcé, la contusion, l'arrachement des muscles, au niveau des bords antérieur et postérieur du pédicule, déterminent une excitation violente non localisée ; ils ont les mêmes suites qu'une piqûre profonde des deux chaînes myotomiques faites aux mêmes endroits, c'est-à-dire une contracture sur place, accompagnée d'une précipitation des deux rythmes.

c. **A un point de vue général**, la contraction aneurale rythmée des myo-

tomes est une manifestation passagère, réalisée à une époque définie du développement. Elle traduit une phase primitive de la différenciation musculaire, acquise sous l'influence des conditions de milieu, et sans rapport avec la phylogénie. Elle démontre qu'au cours de l'ontogenèse, des propriétés successives peuvent se développer dans les tissus, parallèlement aux transformations de la structure et sans modification générale de la forme. Son indépendance vis-à-vis de toute action particulière des autres organes n'exclut pourtant pas une étroite corrélation fonctionnelle des myotomes avec l'ensemble de l'organisme par l'intermédiaire du milieu intérieur.

Les contractions aneurales de chaque bande myotomique, ayant un rythme indépendant, ne peuvent être regardées comme une première étape de la fonction locomotrice; elles déterminent en effet une succession ininterrompue d'attitudes variées, qui, en milieu constant, se reproduisent de manière cyclique et qui se renouvellent de façon désordonnée sous l'influence des changements de la température. Il est impossible, en particulier, de considérer comme un premier stade d'évolution du mouvement vers la progression, la phase de « conjonction », où les deux contractions latérales, coïncidentes, se neutralisent. Le développement de la fonction locomotrice ne commence qu'avec l'établissement de la coordination bilatérale, au temps de la liaison neuro-musculaire.

Le mouvement aneural des myotomes, effectué par les mêmes muscles qui, sous l'influence nerveuse, détermineront plus tard la progression, présente une signification bien spéciale : à une époque où la circulation n'est pas encore établie, il supplée à l'action du cœur; il aide à la répartition des matériaux de nutrition, facilite l'élimination des déchets et favorise la respiration.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE DES AUTEURS CITÉS

1874. Balfour (Fr.-M.). A preliminary account of the development of the Elasmobranch Fishes. (*Quart. Journal of Micr. Sc.* 1874. *Reprinted in the Memorial Edition of the Works of Francis Maitland Balfour*, Vol. I, p. 60-112, 3 et 4 pl., London, 1885.)

1876-78. Balfour (Fr.-M.). A Monograph on the development of Elasmobranch Fishes. (*Journal of Anat. and Phys. Reprinted in the M. E.*, Vol. I., p. 203 520, pl., 6-21 London, 1885.)

1907. Baglioni (S.). Beiträge zur allgemeinen Physiologie des Herzens I. Der Einfluss

der chemischen Lebensbedingungen auf die Tatigkeit des Selachierherzens. (*Zeitschr. für allg. Physiol.*, VI, p. 71-98, 2 pl., 1 fig.)

1889. Beard (J.). The early development of *Lepidosteus osseus*. (*P. R. Soc. London*, Vol. XLVI, p. 108-118.)

1892. Beard (J.). The transient ganglion cells and their nerves in *Raja Batis*. (*Anat. Anz.*, Bd VII, n° 7, p. 191-206, 8 figures.)

1896 *a*. Beard (J.). The History of a Transient Nervous Apparatus in certain Ichthyopsida. Part. I. *Raja batis*. (*Zoologische Jahrbucher, Abt. Anat.* Bd. IX, p. 319-427, pl. 21-29.)

1896 *b*. Beard (J.). On the Disappearance of the Transient Nervous Apparatus in the series : *Scyllium, Acanthias, Mustelus and Torpedo*. (*Anat. Anz.*, Bd. XII, p. 371-374.)

1899. Braus (H.). Beiträge zur Entwickelung der Muskulatur und der peripheren Nervensystems der Selachier. I. Teil. Die metotischen Urwirbel und spino-occipitalen Nerven. (*Morphol. Jahrb., Bd.* XXVII, Taf. XIX-XXI und 6 fig. im Text, p. 415-497.) II. Teil Die paarigen Gliedmassen (Id., Taf. XXII-XXV, u. 6 fig. im Text, p. 501-630.)

1911. Braus (H.). Die Nervengeflechte der Haie und Rochen. (*Jenaische Zeitschr. f. Naturw.* Bd. XLVII, p. 569-632, Taf. 23 u. 24 und 7 fig. im Text.)

1914. Burlend (T.-H.). The pronephros of *Scyllium canicula*. (*Zool. Jahrb. Iena. Abt. f. Anat.*, 37, (223-266), 8 Taf.)

1905-1906. Carlson. On the mechanism of coordination and conduction in the heart with special reference to the heart of *Limulus* (*Am. J. of Physiology.*)

1908 *a*. Carlson and Meek. On the mecanism of the embryonic heart rythm in *Limulus*. (*Amer. Journ. Physiol.*, XXI, 1-10.)

1908 *b*. Carlson (A.-J.). The Conductibility produced in the Non-Conducting Myocardium of *Limulus* by Sodium Chloride in isotonic Solution. (*Amer. Journ. Physiol.*, XXI, 11-19.)

1908 *c*. Carlson (A.-J.). A note on the refractory State of the Non-automatic Heart Muscle of *Limulus*. (*Amer. Journ. Phys.*, XXI, 19-23.)

1910. Coghill (G.-E.) The reaction to tactile stimuli and the development of the swimming movement in embryos of *Diemyctylus torosus*, Eschscholtz. (*Journ. Comp. Neur. Philadelphia*, Vol. XIX, p. 83-105, 6 fig.)

1914. Coghill (G.-E.). Correlated anatomical and physiological studies of the growth of the nervous system of Amphibia. I. The afferent system of the trunk of Amblystoma. (*Journ. Comp. Neur.*, Vol. XXIV, p. 161-233.)

1899. Cyon (E. de.). Article Cœur du *Dictionnaire de Physiologie* de Ch. Richet.

1895. Davenport (C.-B.). Studies in Morphogenesis. IV. A preliminary Catalogue of the Processus concerned in Ontogeny. (*Bull. Museum Harward.* XXVII, p. 173-199, 31 fig.)

1895. Delage (Y.). La structure du protoplasma et les théories sur l'hérédité et les grands problèmes de la Biologie générale. (*Paris, C. Reinwald* et Cie.)

1875. Dohrn (A.). Der Ursprung der Wirbelthiere und das Princip des Functionswechsels. Genealogische Skizzen. Leipzig. Engelmann.

1901. Dohrn (A.). Studien zur Urgesshichte des Wirbelthierkörpers 18-21. Die Occipitalsomite bei verschiedenen Selachierembryonen. (*Mitt. z. Station Neapel*, Bd. XV.)

1907. Dohrn (A). Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. 25. Der Trochlearis. (*Mitt. z. Station Neapel*, Bd. XVIII. Taf. 10-22, p. 143-437.)

1885. Fano. Sullo sviluppo della funzione cardiaca nell'embrione. (*Lo Sperimentale*).

1889. Fano et Badano. Sulla fisiologia del cuore embrionale del pollo nei primi stadi dello sviluppo. (*Arch. p. l. scienze mediche*, XIV.)

1899. Fano et Bottazzi. Article Cœur in *Dictionnaire de physiologie* de Ch. Richet.

1907. Fredericq. La théorie neurogène et la théorie myogène de la pulsation cardiaque. (*Revue Scientifique* [5e série], VIII, N° 1, p. 1-13.)

1908. Fuhner (H.). Ueber eine Speisungsflüssigkeit für Selachierherzen.(*Zeitschr. f. allgem. Physiol.*, Bd VIII.)

1897. Furbringer (M.). Ueber die spino-occipitalen Nerven der Selachier und Holocephalen und ihre vergleichende Morphologie. (*Festschrift für* Carl Gegenbaur.. Bd III, p. 350-788, 8 Tafeln., Leipzig.)

1909. Gast.-Reinhard. Die Entwickelung des Oculomotorius und seiner Ganglien bei Selachier-Embryonen. (*Mitteil. d. zool. Station, Neapel*, XIX, Taf. 12-16, p. 269-445.)

1897. Gehuchten (Van). Contribution à l'étude des cellules dorsales (Hinterzellen) de la mœlle épinière des Vertébrés inférieurs. (*Bull. de l'Acad. Roy. Sc. Belgique*, T. XXIV, p. 24-38.)

1914. Goette (A.). Die Entwicklung der Kopfnerven bei Fischen und Amphibien· (*Archiv. f. mikrosk. Anatomie*, Bd. LXXXV, p. 1-165, Tafel I-X und 6 Text-fig.)

1918. Goodrich (E.-S.). On the development of the segments of the head in *Scyllium*. *Quarterly. J. Micr. Sc., Lond.*, 1917-18, LXIII, 1-30, 4 pl.)

1913. Graper (L.). Die Rhombomeren und ihre Nervenbeziehungen. (*Arch. Mikrosk. Anat*, Bd. LXXXIII, Heft. IV, 18 Text-fig., p. 371-427.)

1898. Harrison (R.-G.). The Growth and Regeneration of the Tail of the Frog Larva, studied with the Aid of Born's Method of Grafting. (*Arch. Entwickelungsmech.* 7. Bd., p. 430-485, 21 fig., Taf. 10-11.)

1904. Harrisson (R.-G.). An experimental study of the relation of the nervous system to the developing musculature in the embryo of the frog. (*American Journal of Anatomy*, Vol. III.)

1915. Herrick (C.-J.) and Coghill (G.-E.). The Development of reflex Mechanismus in *Amblystoma*. (*Journ. Comp. Neurology*, Vol. XXV, p. 65-85.)

1891. His (W.). *Jun.* Die Entwickelung des Herznervensystems bei Wirbelthieren (*Abh. Math. Physik. Classe Sächs. Ges. Wiss.*, 18 Bd., p. 1-64, 14 fig., T. 1-4.)

1911. Hooker (Dav.). The development and function of voluntary and cardiac muscle in embryos without nerves. (*Journ. Exper. Zoology*, XI, 159-187, 15 fig.)

1908. Hubbard (M.). Some Experiments of the Order of Succession of the Somites in the Chick. (*Amer. Natural.*, Vol. XLII, p. 466-471, 2 fig.)

1909. Jenkinson (J.-W.). Experimental Embryology. (*Oxford*, 341 p., 107 fig.)

1888. Kastschenko. Zur Entwickelungsgeschichte des Selachierembryos. (*Anat. Anz.*, N° 16, S. 445-467.)

1909. Keith Lucas. The all or none contraction of skeletal muscle fibre. (*Journ. of Physiology*, Vol. XXXVIII.)

1895 *a*. Kopsch. Ueber die Zellenbewegungen während des Gastrulationsprocesses, an den Eiern vom Axolotl und vom braunen Grasfrosch. (*S.B-. Ges. Naturf. Berlin*, p. 21-30.)

1895 *b*. Kopsch. Beiträge zur Gastrulation beim Axolotl und Froschei. (*Verh. Anat. Ges.*, 9e vers., p. 181-189, 4 fig.)

1897. Kopsch. Ueber die Ei-Ablage von *Scyllium canicula* in dem Aquarium der zoologischen Station zu Rovigno. (*Biol. Centralbl.*, 17.Bd. XVII., p. 885-893., 3 fig.)

1898. Kopsch (F.). Experimentelle Untersuchungen am Primitivstreifen des Hühnchens und an *Scyllium*-Embryonen. (*Mit.* 10 *Abbildgn. Verhdlg. Anat. Ges.* 12 Vers. Kiel, p. 49-67. 10 fig.)

1905. Kuppfer (K. von). Die Morphogenie des Centralnervensystems (*Handb. d. vergl. u. exp. Entw. d. Wirb.*, Bd. II, Teil 3, p. 1-273).

1889. Lacaze-Duthiers (H. de). La méthode en zoologie. (*Bull. Assoc. Française p. Avanc. Sc., Congrès de Paris.*)

1897. Lacaze-Duthiers (H. de). Faune du Golfe du Lion (deuxième mémoire). (*Archives de Zoologie expérimentale et générale* [3e série], t. V, p. 1-250, pl. I-XII.)

1908. Lillie (R.-S.). The relation of ions to contractile processes. II. The role of calcium salts in the mechanical inhibition of the Ctenophore swimming-plate. (*Amer. Journ. Physiol.* XXI, p. 200-221.)

1894. Locy (W.-A.). Metameric segmentation in the medullary folds and embryonic rim. *Anat. Anz.*

1895. Locy (W.-A.). Contribution to the structure and development of the vertebrate head. (*Journ. Morph. Boston*, Vol. XI.)

1899. Loeb (J.). Comparative Physiology of the Brain and Comparative Psychology. G. P. Putnam's Sons New-York et Londres. (Réimprimé et traduit en français, par H. Mouton, in *La Conception mécanique de la Vie*, 1914, F. Alcan).

1908. Loeb (J.). La dynamique des phénomènes de la vie. (Trad. franc. Daudin et Schaeffer).

1913. Loeb. (J.) et Ewald. (*Biochemisches Zeitschrift*).

1903. Marceau (Fr.). Recherches sur la structure et le développement comparés des fibres cardiaques dans la série des Vertébrés. (*Thèse Paris. Annales Sc. Natur.* [8e série], t. XIX, 1904.)

1902. Maurer (F.). Die Entwickelung des Darmsystems. (*Handb. d. vergl. u. exper. Entwikelungslehre der Wirbeltiere* Bd. II, T. I.)

1900. Morat et Doyon. Traité de physiologie.

1845. Muller (J.). Manuel de physiologie, traduit de l'allemand sur la 4e édit. (1844) par A.-J.-L. Jourdan.

1898. Neal (H.-V.). The segmentation of the nervous system in *Squalus Acanthias*, (*Bull. Mus. comp. Zool. Harvard.*)

1918. Neal. Neuromeres and metameres. (*J. Morph.*, Phila, xxxi, 293-315).

1906. Neumayer (L.). Histo und Morphogenese des peripheren Nervensystems, der Spinalganglien und des Nervus sympathicus. (*Handb. der. vergl. u. exper. Entwick. der Wirbeltiere*, Bd. II, T. III, ch. X.)

1910. Parker (G.-H.). The reactions of Sponges, with a consideration of the origines of the nervous system. (*Journ. of experimental Zool.*, VIII, 1-42.)

1918. Parker (G.-H.). The elementary Nervous System. Philadelphia and London Pp 229, Figs. 53.

1907. Paton (S.) The reactions of the vertebrate embryo to stimulation and the associated changes in the nervous system. (*Mittheil. aus der Zoolog. station zu Neapel*, Bd XVIII.)

1907. Patterson (J.-T.). The order of Appearance of the Anterior Somites in the Chick. (*Biol. Bull.*, Vol. XIII, p. 121-133, 12 fig.)

1906. Pighini (G.). Sur les premières manifestations de la fonction nerveuse dans la vie embryonnaire des Vertébrés. (*Névraxe, Louvain*, Vol. VIII, p. 175-180.)

1891. Plat. (J.-B.). A contribution to the morphology of the vertebrate head, based on a study of Acanthias vulgaris. (*Journ. Morph., Boston*, Vol. V.)

1900. Pompilian (M.). Etudes de physiologie comparée sur l'automatisme en général et l'innervation centrale des invertébrés. (*Congrés intern. de médecine. Physiologie, Paris*, 1900. *Travaux Lab. Ch. Richet*, 1902, XX, p. 345-373.)

1887. Orr. (H.) Embryologie of the Lizard. *(Journ. Morph. Boston.)*

1883. Preyer (W.). Specielle Physiologie des Embryo. (Leipzig, 1883. Traduit par Wiet, 1887, 9 pl.)

1896. Rabl (C.). Ueber die Entwicklung des Urogenitalsystems der Selachier. (*Morphol. Jahrb.*, Vol. XXIV.)

1880 Ranvier (L.). Leçons d'anatomie générale sur le système musculaire.

1890. Richet (Ch.). Le rythme de la respiration. (*Revue scientifique*, T. XLVI, p. 321 et 392, et Travaux Labor. Ch. Richet 1893, XXI, p. 55-97.)

1895. Richet (Ch.). Automatisme. (*Dictionnaire de Physiologie* par Ch. Richet, T. I, p. 940-952.)

1895. Roux (W.). Gesammelte Abhandlungen über Entwickelungsmechanik der Organismen, 2 vol. in-8°, (Leipzig, W. Engelman.)

1895 *b.* Roux. (W.) Ueber den Cytotropismus der Furchungszellen des Grasfrosches, *Rana fusca*. (*Arch. Entw. Mech.*, I, p.41-68, 161-202, 3 pl.)

1905. *c.* Roux (W.). Vorträge und Aufsätze über Entwickelungsmechanik der Organismen. H. I. Die Entwickelungsmechanik, ein neuer Zweig der Biologischen Wissenschaft. (*Leipzig, Engelmann*, 283 fig., 2 pl.)

1906. Ruckert. Die Entstehung des Blutes und der ausserembryonalem Gefässe in den meroblastischen Eiern I. Selachier. (*Handbuch der Vergleichenden und experimentellen Entwickelungslehere der Wirbeltiere*, Bd. I., T. I.)

1909. Schockaert (A.) Nouvelles recherches comparatives sur la texture et le développement du myocarde chez les Vertébrés. (*Arch. de Biologie*, T. XXIV, p. 277-373., Pl. VIII-X.)

1889. Schwarz (D.). Untersuchungen des Schwanzendes bei den Embryonen der Wirbeltiere. (*Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XLVIII.)

1898 *a*. Sewertzoff. Die Metamerie des Kopfes von *Torpedo*. (*Anat. Anz.*, XIV.)

1898 *b*. Sewertzoff. Studien zur Entwicklungsgeschichte des Wirbelthierkopfes. I. Die Metamerie des Kopfes des Electrischen Rochen. (*Bull. des Natur. de Moscou.*)

1913. Verworn (M.). Irritability, a physiological analysis of the general effect of stimuli in living substance. (New-Haven, London, 264 p.)

1904 Wintrebert (P.). Sur l'existence d'une irritabilité excito-motrice primitive indépendante des voies nerveuses chez les embryons ciliés de Batraciens. (*Comptes rendus Soc. Biologie*, T. LVII, p. 645.)

1905. Wintrebert (P.). Nouvelles recherches sur la « Sensibilité primitive » des Batraciens. (*Comptes rendus Soc. Biologie*, T. LX, p. 58-60.)

1911. Wintrebert (P.). Sur le déterminisme de la métamorphose chez les Amphibiens, XX. La régression de la queue en dehors du système nerveux latéral, chez *Alytes obstetricans*. (*Comptes rendus Soc. Biologie*, T. LXXI, p. 3.)

1912 *a*. Wintrebert (P.). Le mécanisme de l'éclosion chez la Truite arc-en-ciel. (*Comptes rendus des séances de la Soc. de Biologie*, T. LXXII, p. 724.)

1912 *b*. Wintrebert (P.). Le déterminisme de l'éclosion chez le Cyprin doré (*Carassius auratus*, L.). (*Comptes rendus des séances de la Soc. de Biologie*, T. LXXIII, p. 70.)

1912 *c*. Wintrebert (P.). Les enveloppes protectrices de l'œuf et le mécanisme de l'éclosion chez l'Axolotl (*Amblystoma tigrinum*). (*Comptes rendus de la Société de Biologie*, T. LXXII, p. 799.)

1914 *a*. Wintrebert (P.). Sur le mode des premiers mouvements et leur valeur pour la sériation des embryons chez les Vertébrés inférieurs. (*Comptes rendus des séances de la Soc. de Biologie*, T. LXXVI, p. 188.)

1914 *b*. Wintrebert. (P.). Sur le déterminisme des premiers mouvements et spécialement leur adaptation au volume et à la forme de l'œuf chez les Vertébrés inférieurs. (*Comptes rendus des séances de la Soc. de Biologie*, T. LXXVI, p. 256.)

1914 *c*. Wintrebert (P.). Les premiers stades du mouvement chez l'Axolotl (*Amblystoma tigrinum*). (*Comptes rendus des séances de la Soc. de Biologie*, T. LXXVI, p. 303, 14 fig.)

1917 *a*. Wintrebert (P.). Sur les principes d'une méthode pratique de sériation embryonnaire. (*Comptes rendus de la Socité de Biologie*, 2 juin 1917, p. 532-535.)

1917 *b*. Wintrebert (P.). L'automatisme des premiers mouvements du corps chez les Sélaciens (*Scyllium canicula* Cuv.). (*Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, T. CLXV, p. 369.)

1917 *c*. Wintrebert (P.). La gastrula des Sélaciens (*Scyllium canicula* Cuv.). (*Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, T. CLXV, p. 411.)

1918 *a*. Wintrebert (P.). Les mouvements et la sensibilité embryonnaires des Sélaciens. (*Scyllium canicula*). (*Bulletin de la Société zoologique de France*, T. XLIII, p. 42-65.)

1918 *b*. Wintrebert (P.). Le début de l'intervention nerveuse et la position du problème expérimental, dans l'automatisme locomoteur embryonnaire des Sélaciens. (*Comptes rendus de la Soc. de Biologie*, T. LXXXI, p. 534-537.)

1918 *c*. WINTREBERT (P.). L'apport du système nerveux à l'automatisme de l'appareil locomoteur, chez les embryons de Sélaciens. (*Comptes rendus de la Soc. de Biologie*, T. LXXXI, p. 585-588.)

1918 *d*. WINTREBERT (P.). La disjonction des fonctions nerveuse et musculaire, à l'époque de l'automatisme latent, chez les embryons de Sélaciens (*Scyllium canicula*). (*Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, T. CLXVII, p. 86.)

1920 *a*. WINTREBERT (P.). La propagation du mouvement ondulant des muscles du squelette, chez les embryons avancés de Sélaciens (*Scylliorhinus canicula*). (*Comptes rendus de l'Acad. des Sc.*, T. CLXX, p. 958.)

1920 *b*. WINTREBERT (P.). La conduction médullaire chez les Sélaciens (*Scylliorhinus canicula*) et la fonction présumée des cellules géantes dorsales de Rohon-Beard. (*Comptes rendus de l'Acad. des Sc.*, T. CLXX, p. 1082.)

1920 *c*. WINTREBERT (P.). L'irritabilité des myotomes par les agents mécaniques, au temps de la contraction aneurale rythmée, chez les embryons de Sélaciens (*Scylliorhinus canicula* L. Gill.). (*Comptes rendus de la Société de Biologie Paris*, T. LXXXIV.)

1920 *d*. WINTREBERT (P.). Les difficultés techniques et les erreurs d'interprétation dans l'étude de l'irritabilité ectodermique aneurale des Amphibiens. (*Comptes rendus de la Soc. de Biologie*, T. LXXXIII, p. 1212-1216.)

1920 *e*. WINTREBERT (P.). L'époque d'apparition et le mode d'extension de la sensibilité à la surface du tégument chez les Vertébrés anamniotes. (*Comptes rendus de l'Acad. des Sc.*, T.

1920 *f*. WINTREBERT (P.). Les rapports de l'irritabilité ectodermique aneurale avec les fonctionnements musculaire et nerveux chez les embryons d'Amphibiens. (*Comptes rendus de l'Acad. des Sciences*, T. CLXXI, p. 583).

1920 *g*. WINTREBERT (P.). La conduction aneurale de l'ectoderme chez les embryons d'Amphibiens. (*Comptes rendus de l'Acad. des Sciences*, T. CLXXI, octobre).

1920 *h*. WINTREBERT (P.). Les fonctions spéciales des appareils de relation chez les embryons des Vertébrés anamniotes; leurs caractères généraux, leur signification. (*Comptes rendus de l'Acad. des Sciences*, T. CLXXI, novembre).

1882. VAN WYHE. (J.-W.). Ueber die Mesodermsegmente und die Entwicklung der Nerven des Selachierkopfes. Apart 1882. (*Auch in Verhandl. d. Kon. Akad. van Wetenschappen. Deel* XXII, 1883. Réédité : Groningen, 1915.)

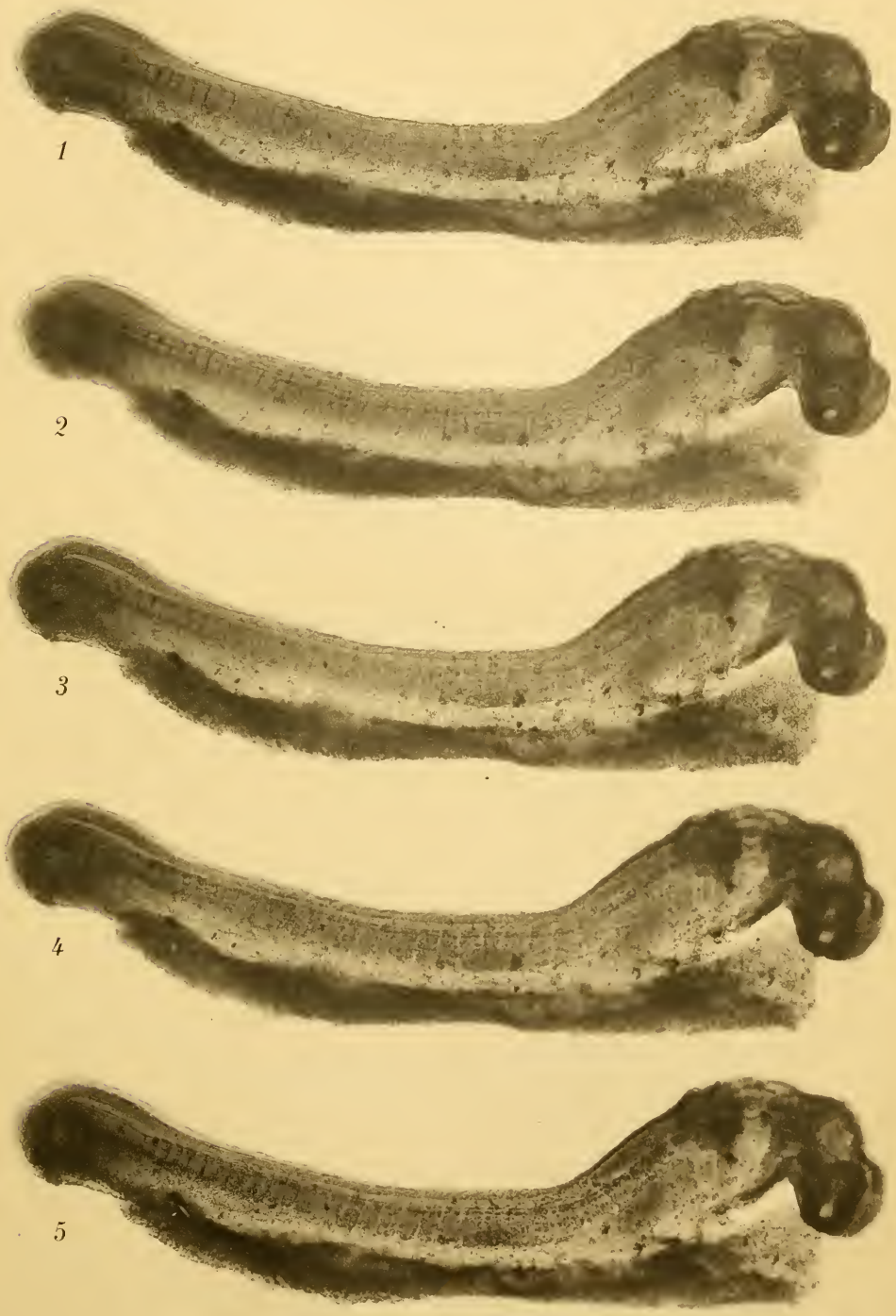
1889. VAN WYHE (J.-W.). Ueber die Mesodermsegmente des Rumpfes und die Entwicklung des Exkretionssystemes bei Selachiern. (*Archiv für mikr. Anatomie*, Bd. XXXIII, p. 461-517, 3 Taf.)

1092. ZIEGLER (H.-E.) et ZIEGLER (F.). Beiträge zur Entwickelungsgeschichte von *Torpedo*. (*Archiv für mikr. Anat.*, Bd. XXXIX, p. 56-102, Taf. III u. VI und 10 fig. im text.)

EXPLICATION DE LA PLANCHE VII

FIG. 1 à 5. — Embryon F du stade H, représenté dans le texte figure XIX *a* et *b*, photographié par transparence, après fixation au mélange de liqueur de ZENKER et de formol à 20 p. 100 et inclusion dans le Baume du Canada, à un grossissement linéaire de × 51,25 par rapport à l'embryon inclus et de × 28,6 par rapport à l'embryon vivant.

Photographies sans retouche; 1, 2, 3, 4, obtenues sous verre jaune en avançant la mise au point de 1/10 de mill. à chaque épreuve, de la surface (1) vers la profondeur (4) Photographie 5, hors série faite sous verre bleu foncé.



Imp. Catala frères, Paris.

Type d'embryon de *Scylliorhinus canicula* du stade H.

ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE
Tome 60, p. 461 à 500.
15 Décembre 1920

NOTES DE BIOLOGIE CYTOLOGIQUE

QUELQUES RÉSULTATS DE LA MÉTHODE DE CULTURE DES TISSUS

VI. — LE TESTICULE[1]

PAR

CH. CHAMPY

Professeur agrégé à la Faculté de médecine de Paris.

SOMMAIRE

Pages

INTRODUCTION 462
Matériel 462
Technique et évolution générale 466
1re PARTIE. Cultures de testicules aspermatogènes 467
Cultures de testicules d'embryons (p. 467); cultures de testicules de nouveaux-nés (p. 468); Sur la cause de l'évolution oviforme (p. 470).
2e PARTIE. Cultures de testicule en spermatogénèse 471
I. Auto-cultures 471
Etude des tubes séminifères 471
Dégénérescence des éléments de la spermatogénèse (p. 472); Les spermatides (p. 473). — Les spermatocytes (p. 475).
Evolution des spermatogonies et des cellules de Sertoli (p. 477). — Tubes ouverts par le prélèvement (p. 480). — Phagocytose des éléments dégénérés (p. 481). — Evolution des tubes indifférents (p. 484). — Tentative d'évolution spermatogène (p. 484). — Evolution en grandes cellules germinatives (p. 485).
Evolution des tubes ouverts. Epithéliums de cicatrisation 486
La zone d'envahissement 488
Evolution des éléments interstitiels 489
II. Cultures en plasma étranger (hétéro-cultures) 491
Particularités de diverses autres cultures 494
III. RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS 496

1. Ce travail avait été rédigé sous un volume quatre fois plus grand qu'il n'est écrit ici. Les conditions actuelles de la publication scientifique m'ont obligé à le réduire au strict minimum.

INTRODUCTION

L'application au testicule de la méthode des cultures *in vitro* semblerait appelée à donner des résultats particulièrement intéressants si l'on pouvait obtenir une spermatogénèse hors de l'organisme. Malheureusement, nous sommes loin de pouvoir le faire.

J'ai indiqué déjà (1913) que le testicule cultivé en dehors de l'organisme retournait à l'état embryonnaire ou plus exactement à l'état prépubéral. Depuis, j'ai tenté des cultures d'éléments séminaux dans les conditions les plus variées et bien que je n'aie pu réaliser la spermatogénèse *in vitro*[1] qui évidemment, si elle est possible, constituerait un élément d'expérimentation de tout premier ordre que tout biologiste souhaiterait avoir entre les mains, j'ai pu recueillir quelques observations intéressantes concernant la biologie des cellules sexuelles.

Les cultures de testicule présentent des difficultés techniques particulières qu'on ne pouvait qu'en partie prévoir *a priori*[2], mais qu'on comprendra aisément étant donné ce qu'on sait des autres cultures. Une difficulté facile à prévoir provient de l'inhomogénéité du testicule. Les tubes séminifères se trouvant à des stades différents, on ne met jamais en culture les mêmes éléments, si l'on prend de petits fragments, ce qui est ici plus nécessaire encore qu'ailleurs. D'où nécessité de multiplier considérablement les expériences, nécessité accentuée encore par l'évolution variable et souvent rapide des phénomènes qui amène à multiplier les stades pour avoir une idée claire de ce qui se passe. D'autre part, comme nous allons voir, un très grand nombre d'éléments dégénèrent et les cadavres cellulaires provenant de cette dégénérescence constituent un *impedimentum* qui gêne les cultures, les arrête parfois. Ce facteur est d'ailleurs essentiellement variable, car la quantité des éléments de la spermatogénèse n'est nullement constante d'un individu à l'autre. Les pièces perdues par suite de fixations défectueuses sont enfin assez nombreuses ici par suite de la délicatesse des éléments.

Matériel

J'ai employé comme objet fondamental le testicule de lapin cultivé sur la plasma de l'animal lui-même (auto-culture). Pour des raisons sur lesquelles nous reviendrons, j'ai fait aussi un assez grand nombre de

1. On ne peut compter comme telles les essais de GOLDSCHMIDT qui sont exclusivement étant donnés les conditions où il opère et la très grande lenteur de la spermatogénèse, des observations sur la biologie des cellules sexuelles dans des conditions anormales ; même observation pour LEWIS et ROBERTSON.

2. C'est la nécessité de compléter la sériation des stades qui m'a empêché de publier l'ensemble des résultats en 1914.

cultures hétérospécifiques (cobaye et rat sur plasma de lapin). J'ai aussi cultivé le testicule sur plasma de femelle, ce qui d'ailleurs m'a paru lui être assez indifférent. J'ai aussi établi une série de cultures de testicules de coq qui n'a pas été très instructive, une série avec la tortue (T. mauritanica) qui m'a donné de bons résultats, et accessoirement quelques cultures de chat, pigeon, triton. La lenteur de l'évolution des phénomènes cytologiques et leur variabilité avec la température chez les animaux à sang froid fait que ceux-ci sont d'un emploi très peu commode, ce qui

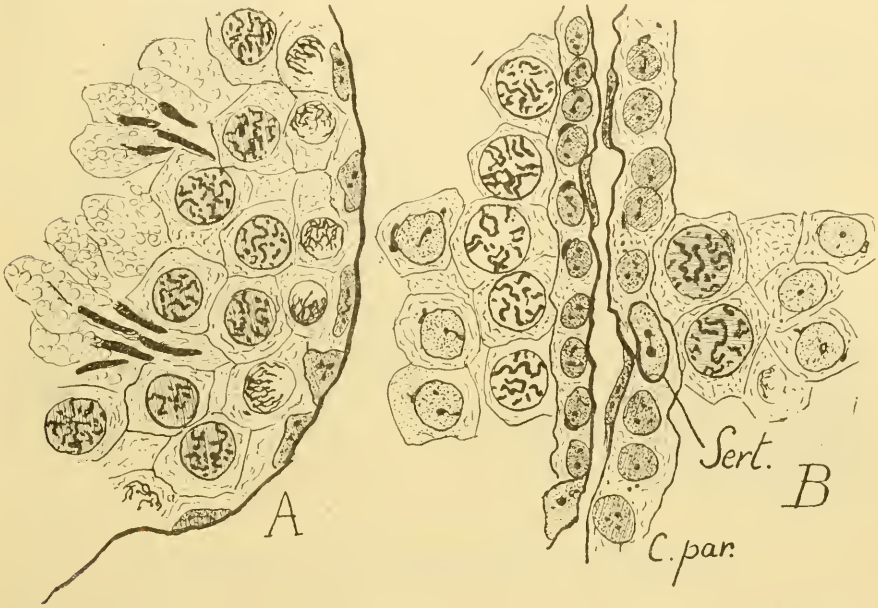


FIG. 1. Images de tubes séminifères les plus fréquentes dans le testicule de lapin normal. *A* : montre l'aspect de la couche à spermatogonies chez un lapin de petite taille ; *B* : chez un lapin de grande taille.

compense et au delà les avantages qu'ils peuvent présenter d'autre part. Les Mammifères m'ont donné les meilleurs résultats.

Chez le lapin, j'ai eu une sériation assez complète : fœtus, lapins nouveau-nés, lapins déjà pubères et vieux lapins. Si je fais des différences selon l'âge, c'est que cela a bien plus d'importance qu'on ne serait tenté de le croire. En effet, le testicule de ces lapins présente des différences très sensibles, non pas dans la qualité des éléments, les uns et les autres renfermant des éléments séminaux à tous les stades et dans les mêmes proportions par rapport les uns aux autres, mais dans la quantité globale de ces éléments. Ces différences sont très considérables et se traduisent par des différences de 1 à 2 dans le volume des tubes séminifères selon

qu'on s'adresse à un lapin de 2 ou de 4 likos. Ces différences quantitatives ont ici une grande importance.

Les tubes séminifères ne présentent pas chez le lapin l'évolution régulière qu'on trouve chez le rat, et qui aurait fait de cet animal un objet de choix s'il avait pu fournir du sang en suffisance. Il n'entre pas dans mes intentions de faire la cytologie topographique du testicule du lapin où les tubes se présentent avec une certaine variabilité. Certains aspects sont notablement plus fréquents (fig. I et II). La variété des aspects résulte des stades spermatocytaires très divers et des stades également divers de

FIG. II. Deux aspects fréquents dans le tube séminifère du testicule de lapin.

spermatides. Les spermatocytes ne manquent guère, mais les spermatides peuvent manquer, remplacées par des spermies fasciculées. Ce qui retiendra mon attention pour les raisons que l'on comprendra bientôt, ce sont les éléments spermatogoniaux et sertoliens. Ils ne présentent pas ici les différences morphologiques caractéristiques qu'on trouve chez le rat et surtout le cobaye. On distingue bien des noyaux sertoliens à nucléole central assez gros et des noyaux spermatogoniaux plus foncés à chromatine périphérique ou en tous cas plus répartie, mais il y a des formes difficiles à classer et qui constituent des intermédiaires. Ces différences morphologiques sont plus accentuées à certains stades, surtout à ceux qui comportent des spermatides dont l'achèvement est proche, moins accusées au contraire lorsque les spermatides sont jeunes, ou lorsque les spermies sont fasciculées.

L'aspect de la couche à gonies est assez différent lorsqu'on a affaire à un animal petit ou moyen ou à un très gros lapin [1].

1. Les gros lapins que j'ai employés n'étaient pas de race spéciale, je recherchais seulement autant que possible les lapins de très forte taille pour avoir une plus grande quantité de plasma.

Dans le premier cas, ces éléments sont peu nombreux et semblent isolés, les spermatocytes étant souvent au contact de la membrane du tube. Les spermatogonies sont alors souvent aplaties et cunéiformes. Chez les très gros animaux, la zone à gonies constitue à certains stades (lorsqu'il y a des spermatocytes au stade dit diplotène) une bande continue séparée par une limite nette des autres éléments. Les noyaux à type sertolien sont alors inclus dans cette bande et leur morphologie est peu différente de celle des noyaux spermatogoniaux. Cet aspect (fig. I, B) n'a appelé mon attention que parce qu'il s'accentue considérablement dans les cultures et j'avais cru d'abord qu'on ne le trouvait que là. J'ai constaté ensuite qu'il existait très net dans certaines pièces témoins. Je ne m'attarderai pas à rechercher comment ces observations s'arrangent avec l'aspect scyncytial des éléments sertoliens dans lesquels sont plongés les éléments séminaux proprement dits, aspect d'ailleurs si net chez d'autres espèces qui servent de base à la description classique. Je remarquerai seulement que l'habitude fâcheuse de limiter à une seule espèce les études de spermatogénèse a sans doute ici encore amené à généraliser un peu hâtivement des faits observés sur un type favorable, ce qui est particulièrement dangereux pour un organe où les variations spécifiques et même individuelles sont très considérables.

Les testicules d'embryons renfermaient de petites cellules germinatives seulement, ceux de lapereaux nouveau-nés de grandes et de petites cellules conformément aux descriptions classiques. Les particularités des autres espèces que j'ai employées sont essentiellement les suivantes : chez les chats que j'ai utilisés, spermatogénèse peu active, un certain nombre de tubes sont presque dépeuplés. Les cellules oviformes étaient nombreuses (Cf. Regaud **1911** A). Comme chez le lapin, les caractères différentiels entre gonies et éléments sertoliens sont peu accentués. A l'état normal et surtout dans les tubes peu peuplés, on observe l'évolution des gonies en grandes cellules germinatives bien caractérisées [1].

Les testicules de rats étaient conformes à la description de Regaud **1910** avec une évolution spermatogène de régularité parfaite. Chez les cobayes, l'évolution spermatogène est aussi assez régulière, le dimorphisme entre les gonies et les noyaux de Sertoli très accentué chez ces deux espèces surtout chez les cobayes (Voir Bouin) atteint son maximum lorsqu'il y a des spermatides proches de la maturité. Les oiseaux : coqs ou pigeons, ont une spermatogénèse irrégulière et confuse.

Les tortues étaient, bien entendu, à Paris dans des conditions anormales. Les expériences ont été faites l'été, alors que la spermatogénèse était active malgré que ces animaux soient dépaysés. Il y a dans les tes-

1. Ceci représente très exactement l'évolution oviforme des gonies que j'ai étudiée chez les Batraciens. Les grandes cellules germinatives des testicules de chat ont des caractères oviformes très nets et ne dégénèrent qu'assez lentement.

ticules de nombreuses cellules géantes par agglutination des spermatocytes. Chez les Sauropsidés, les cellules de Sertoli sont en général mal caractérisées. Les gonies sont mieux arrondies et ne se laissent pas aplatir contre la paroi comme celles des Mammifères.

J'ai employé aussi de petites tortues dont les testicules ne renfermaient que de grandes et de petites cellules germinatives.

Technique et évolution générale de ces cultures

J'ai employé comme toujours la méthode qui consiste à cultiver séparément des fragments d'organes dans du plasma, dans des vases séparés, et à faire des séries par fixation à des temps divers, puis des coupes. Les liquides chromiques, Flemming, Benda, ou celui que j'ai indiqué (1913), donnent les meilleurs résultats, bien que les préparations soient moins agréables comme aspect. Les testicules, même adultes, donnent volontiers des cultures par étalement, la zone d'envahissement étant souvent importante ; mais ici, pas plus qu'ailleurs, on ne peut comprendre de telles préparations sans la connaissance exacte de ce qui se passe dans le fragment ensemencé. J'ai observé d'ailleurs très nettement, sur le grand nombre de cultures que j'ai, que la zone d'envahissement est très fréquemment d'autant plus active que les dégénérescences sont plus intenses dans le fragment : les cellules fuient alors ce centre d'intoxication. Ceci montre nettement que dans la zone d'envahissement les phénomènes d'amœboïsme sont très souvent dominants. Lorsque les cellules sont dans de bonnes conditions, par exemple dans les cultures de testicule embryonnaire, où les dégénérescences sont peu nombreuses, elles n'ont aucune raison d'aller plus loin et l'envahissement est médiocrement actif, bien que la prolifération soit intense. La méthode des coupes seule permet d'étudier la zone que j'ai appelée fertile où se passent tous les phénomènes intéressants.

Remarquons que les cultures de tubes séminifères adultes présentent deux conditions particulières : les éléments de la spermatogénèse, étant peu cohérents, se répandent aisément à la surface du plasma où on les retrouve à l'état isolé dans des conditions particulières et d'ailleurs excellentes. Par le fait que certains tubes sont ouverts par le coup de ciseau qui a prélevé le fragment ensemencé, ces tubes se débarrassent aisément des éléments dégénérescents et se trouvent ainsi dans une situation particulièrement favorable par rapport aux autres tubes.

PREMIÈRE PARTIE

CULTURES ET TESTICULES EMBRYONNAIRES

L'exposé gagnera en clarté à commencer par ce cas simple. S'il n'y avait lors de la mise en culture que des petites cellules germinatives l'évolution continue dans la zone fertile sous cet aspect. Les questions qui se posent sont facilement résolues :

Cultures de testicules d'embryons

Il y a certainement multiplication des cellules germinatives, les éléments étant constamment plus nombreux dans les tubes de la région fertile que dans le centre dégénéré ; les tubes séminifères se gonflent sensiblement. Comme les éléments conjonctifs de la paroi et les éléments interstitiels se multiplient également sans rester orientés en membranes, il se produit bientôt une tendance à la rupture des tubes séminifères en certains points (fig. VII).

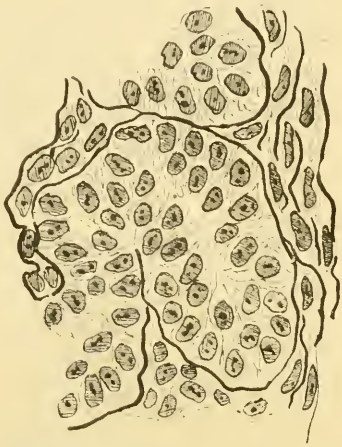


FIG. III. Culture de 24 heures de testicule embryonnaire de lapin. Petites cellules germinatives seulement.

FIG. IV. Mitose dans une cellule sexuelle isolée dans le plasma. (Culture de testicule embryonnaire de 24 heures.)

Cette multiplication se fait-elle par mitose ou par clivage ? Je pense que les deux processus interviennent. Il y a certainement des mitoses (fig. IV) mais elles ne sont pas très nombreuses et ne paraissent pas correspondre à l'accroissement du nombre des éléments. Les images de clivage ne sont pas rares. Au surplus, les cellules-mères se multiplient fréquemment par clivage chez l'adulte.

Il n'y a pas ici de confusion rapide entre les éléments de l'intérieur des tubes et les éléments conjonctifs comme dans le rein embryonnaire par exemple et d'autres organes. Cette confusion ne se produit qu'en des points localisés [1].

1. Il faut remarquer toutefois qu'étant donnée la petite taille des organes et la nécessité d'opérer aseptiquement, je n'ai pu les débarrasser de leur albuginée qui déjà est assez résistante (ce qui maintient une certaine compression).

Cela est d'autant plus frappant qu'une fois que les éléments conjonctifs sont un peu dégonflés et décomprimés, ils ne diffèrent par rien d'essentiel des spermatogonies quant à leur morphologie.

Dans les cultures âgées, la végétation se fait assez activement et les cellules sexuelles déforment complètement les tubes qui deviennent irréguliers, végétants et prennent l'aspect des boyaux épithéliaux d'une tumeur maligne. Cependant, la distinction entre le conjonctif et les cellules sexuelles se maintient encore assez nette au troisième jour, alors que, pour les autres cultures, la confusion est en certains points complète. La membrane des tubes séminifères qui semble de bonne heure assez résistante n'a d'ailleurs pas encore disparu.

Testicules d'animaux nouveau-nés

Les testicules d'animaux nouveau-nés ou impubères, continuent également à végéter en se modifiant assez peu. On retrouve dans la zone fertile les petites et grandes cellules germinatives. Les petites s'y multiplient et l'évolution dégénérative des grandes cellules y continue. Elle paraît cependant souvent très diminuée par rapport aux pièces témoins, comme si elle était due à une excitation venue de l'organisme qui serait moins intense ici. On trouve fréquemment des mitoses dégénératives dans les grandes cellules germinatives. On observe le passage des petites cellules aux grandes comme cela est noté dans l'organisme. Les petites cellules ont souvent une disposition vaguement épithéliforme (comme cela est fréquent et net dans les testicules non spermatogènes des Sauropsidés). Elles ont alors différencié des sortes de fines tono-fibrilles qui donnent à l'ensemble un aspect strié perpendiculairement à la paroi des tubes. Ces fibrilles paraissent partir de la base et passer à côté du noyau. Très souvent une grosse fibrille part du pôle apical du noyau où se trouve un grain simple ou double extranucléaire (fig. v). Voici comment on voit le passage des petites cellules aux grandes avec les méthodes employées : un paquet granuleux constitué de quelques chondriocontes courts existe à un pôle du noyau des petites cellules. Ce paquet augmente ; en même

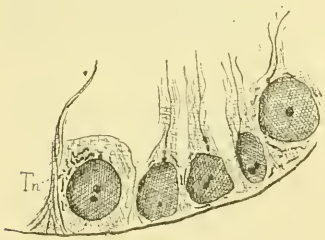


FIG. V. Grandes et petites cellules sexuelles dans une culture de lapin nouveau-né 3 jours. tn : tonofibrilles.

temps apparaît une délimitation circulaire qui sépare une cellule ronde de la masse cytoplasmique générale. Celle-ci est-elle cloisonnée ou non ? Je ne saurais le dire. Il semble qu'elle le soit, à cause de certaines images de contraction dues à la fixation. En tous cas, ce n'est pas alors toute la cellule qui se transforme en grande celule germinative, mais seulement l'endoplasme périnucléaire qui s'isole du reste par un phénomène analogue à celui que l'on voit fréquemment dans diverses cultures (par exemple muscle lisse) (**1914**). Ce phénomène n'est pas particulier aux cultures, il se produit aussi dans les pièces témoins et je ne l'ai étudié que parce qu'il est intéressant à connaître pour ce qui suit. Une fois isolées ainsi, les petites cellules grossissent vite, leurs mitochondries deviennent nombreuses, leur nucléole très gros. Elles subissent des mitoses multipolaires dégénératives lorsqu'elles sont de taille moyenne. Lorsqu'elles sont très grosses, elles dégénèrent sans mitose par chromatolyse.

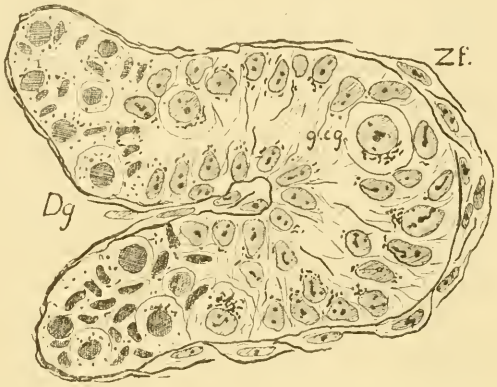


FIG. VI. Tube séminifère d'un lapin nouveau-né (culture de 3 jours) compris en partie dans la zone fertile (*zf*) en partie dans le centre dégénéré (*dg*).

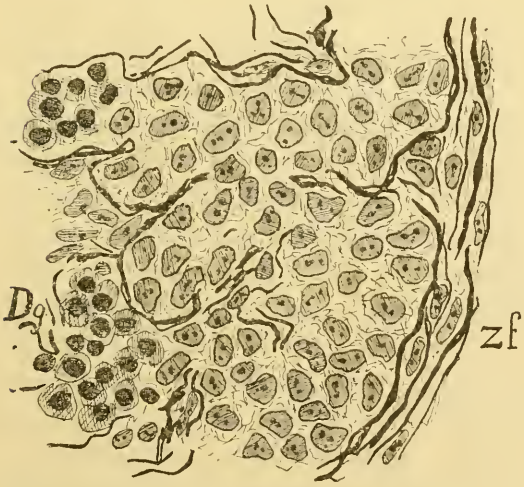


FIG. VII. Culture de lapin nouveau-né (7 jours). Disparition des grandes cellules germinatives, rupture des tubes séminifères (lettres comme la fig. précédente).

Il est de toute évidence que ces éléments représentent les cellules oviformes que j'ai étudiées à divers stades de l'évolution des Batraciens et qu'on retrouve dans le testicule du chat par exemple, ou encore dans les testicules des Sauropsidés non spermatogènes. Ce qu'on sait de ces éléments chez les Batraciens, exemple clair, montre

qu'ils représentent les éléments femelles. Ce n'est pas que je pense exactement comme Prenant 1885 que des éléments femelles formés chez l'embryon dégénèrent à un moment donné chez le mâle. Leur dégénérescence, on le voit ici, est extrêmement rapide, ils se produisent et meurent en quelques jours au plus, mais il s'en reproduit constamment, aux dépens des petites cellules germinatives que, pour employer une expression de valeur plus générale, nous appellerons les gonocytes (ou encore gonies indifférentes.) Prenant et bien d'autres depuis (Hoven) ont noté déjà cette transformation, mais elle est bien plus active qu'on ne s'imaginait à une époque où l'expérimentation n'avait pas révélé l'active évolution cellulaire des animaux à sang chaud (très différente comme je l'ai dit et comme nous le reverrons de la lente et irrégulière évolution des poïkilothermes). On ne doit pas, à mon sens, penser que ce sont des éléments fondamentalement femelles qui dégénèrent ici (cela est d'ailleurs en désaccord avec tout ce qu'on a appris dans ces derniers temps de cytologie sexuelle) mais que les gonocytes indifférents subissent à certains moments une évolution dans le sens féminin, évolution d'ailleurs abortive, sans doute, parce qu'elle ne rencontre pas les conditions nécessaires pour pouvoir se poursuivre.

J'ai montré (1913) que chez les Batraciens cette évolution est en général à son maximum lorsque la spermatogénèse diminue ou s'arrête. Chez les Mammifères, nous la trouvons dans le testicule impubère, dans les tubes séminifères plus ou moins dépeuplés de quelques types ; chez les Sauropsidés chaque fois que l'évolution spermatogène s'arrête ; toute cela est bien conforme à l'explication que j'ai donnée pour les Batraciens et qui semble devoir être généralisée.

Sur la cause de l'évolution oviforme

Je voulais en venir à un petit point particulier qui est, je crois, d'un grand intérêt. Si nous prenons la question au point de vue dynamique, nous remarquons, dans l'ensemble, que l'évolution en grandes cellules ou évolution oviforme ne se produit pas dans les gonies au stade d'arrêt complet de la spermatogénèse. Exemples : pas d'évolution de ce genre dans le testicule parfaitement aspermatogène de Rana temporaria d'hiver, pas non plus dans le testicule des oiseaux au repos hivernal complet. Pas davantage dans le testicule des embryons[1]. Au contraire, l'évolution oviforme apparaît quand la spermatogénèse se prépare ou est peu active pour disparaître quand elle bat son plein : grenouille verte en février-mars ; triton au printemps ; fœtus de mammifère près du terme ou jeunes animaux jusqu'au début de la spermatogénèse ; ou animaux adultes lorsque la spermatogénèse diminue (chat) : début et fin de la spermatogénèse lorsqu'elle est temporaire (Sauropsidés). Il semble donc que l'excitant

1. Je fais allusion ici à des observations qui n'ont pas été publiées, mais qui ont été contrôlées sur une série très nombreuse de préparations de testicules de Vertébrés divers que je possède.

inconnu qui provoque cette évolution soit de même ordre que celui qui produit l'évolution spermatogène (à moins que ce ne soit le même agissant dans des conditions différentes). Or, dans les cultures où toutes les causes d'origine somatique sont, sinon supprimées, du moins très diminuées (on emporte évidemment avec le plasma une partie des excitants somatiques qui sont des substances chimiques), on voit l'évolution oviforme diminuer nettement par rapport à ce qu'elle était dans les pièces témoin : ceci est tout à fait d'accord avec l'idée exposée ci-dessus.

Il est quelques faits aberrants : ainsi, dans les testicules de jeunes tortues que j'ai cultivés, l'évolution oviforme persiste assez intense, autant que dans la pièce témoin, mais les cultures n'ont pas duré plus de 8 jours, ce qui, ainsi que je le sais par les autres observations de cultures, correspond comme temps d'évolution à un jour à peine pour les Mammifères.

La zone d'envahissement des cultures de testicule embryonnaire est d'origine conjonctive ou provient de tubes ouverts. Il n'y a pas lieu d'en faire ici une étude spéciale, puisque les mêmes phénomènes seront étudiés chez l'adulte.

En somme et d'une façon générale, on observe dans les cultures de testicule aspermatogène une multiplication du même type que celle qu'on observait *in vivo* avec des modifications peu importantes : diminution de l'évolution en grandes cellules germinatives, déformation des tubes séminifères par croissance irrégulière.

DEUXIÈME PARTIE

CULTURES DE TESTICULES EN SPERMATOGÉNÈSE

I. — Auto-cultures. Étude des tubes séminifères

Le testicule de lapin sera ici la base de ma description. Lorsqu'on le met en culture, les transformations sont rapides et sensibles déjà après 2 heures. Elles sont essentiellement caractérisées, ainsi que je l'ai signalé depuis longtemps, par *une dégénérescence des éléments de la spermatogénèse, un regonflement des éléments sertoliens et spermatogoniaux et le retour à l'état embryonnaire.* Assez vite, les éléments spermatogoniaux phagocytent les cadavres des spermatocytes et spermatides, et les spermato-

zoïdes. Cette opération est d'autant plus facile que ces cadavres sont moins abondants. Il en résulte des différences notables dans l'évolution des tubes séminifères selon des conditions tout accidentelles.

Les tubes ouverts par le prélèvement, pour lesquels les éléments dégénérescents sont aisément entraînés par le lavage des cultures, évoluent très vite. Il en est de même des tubes ouverts à une extrémité (il est difficile de bien se rendre compte de cette condition, car il faut suivre le tube sur la série des coupes) qui évoluent aussi très vite, mais à un moindre degré car ils se vident plus mal. Chez les lapins de taille moyenne où la spermatogénèse est moyennement active, l'évolution est assez rapide encore. Elle a été lente et difficile lorsque j'utilisais des lapins de forte taille à spermatogénèse très active. Il n'y a que dans les régions bien nettement favorables de la zone fertile qu'elle peut alors se produire. Elle est aussi souvent ralentie.

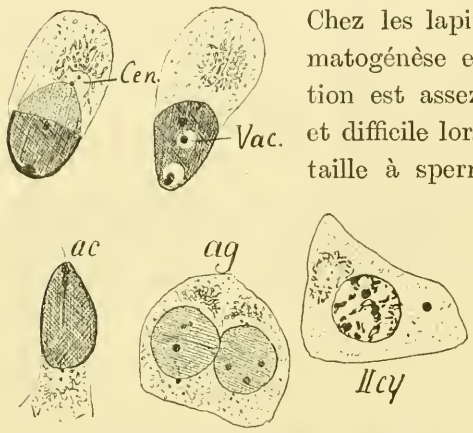


FIG. VIII. Spermatides dégénérescentes dans une culture de testicule de lapin adulte (8 heures). cen : centrosomes postérieurs. vac : vacuoles périnucléolaires. ac : acrosome se prolongeant par un filament axial. ag : spermatides agglutinées. II *cy* : spermatocytes de 2e ordre en dégénérescence.

D'après ce que nous venons de dire, nous aurons à étudier deux séries et même trois, de phénomènes assez distincts : la dégénérescence des éléments de la spermatogénèse, le retour de l'épithélium séminal à l'état embryonnaire ; enfin, un troisième phénomène qui, pour être difficile à obtenir, n'en est pas moins fort intéressant par sa portée générale : les efforts de spermatogénèse abortifs produits *in vitro*.

Dégénérescence des éléments de la Spermatogénèse

Je n'étudie guère dans les cultures les dégénérescences qui se ramènent aux phénomènes d'autolyse déjà connus, mais ici elles présentent un certain intérêt tant par leur modalité que par leur chronologie ; je n'étudie d'ailleurs ici que les phénomènes de dégénérescence de la zone fertile là où d'autres cellules survivent, négligeant systématiquement les phénomènes d'ailleurs banaux dus à l'asphyxie dans le centre dégénéré.

Les Spermatides. — La rapidité des dégénérescences varie beaucoup selon les conditions ; mais toujours, les premières cellules atteintes sont les spermatides. Dès 2 à 8 heures de culture, elles présentent des altérations caractérisées. Ce sont d'abord des phénomènes de vacuolisation du noyau accompagnés de densification des amas granuleux du cytoplasme. Ces phénomènes seraient extrêmement intéressants à étudier en détail plus longuement que je ne le puis faire ici sans entrer dans cet autre sujet tout spécial de la spermiogénèse. Comme les altérations sont très rapides, les spermatides sont pour ainsi dire saisies par la dégénérescence au moment de leur évolution où elles étaient lors de la mise en culture. Cette dégénérescence et ses modalités à chaque stade est un élément précieux pour l'appréciation de la nature des organites divers de la spermatide et de leur homologie.

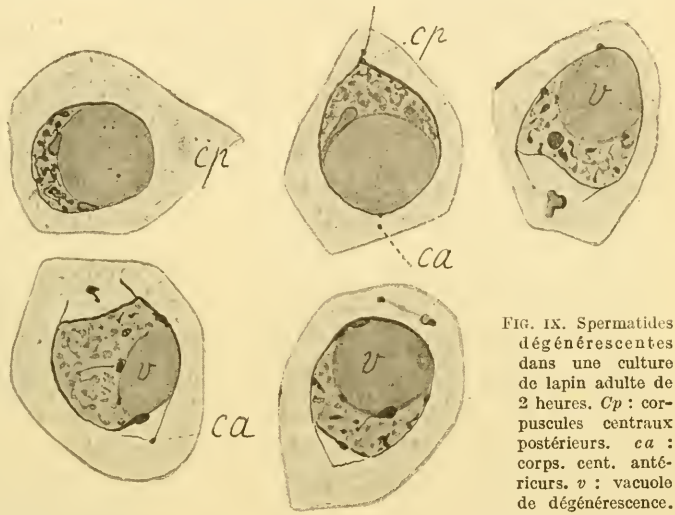


Fig. IX. Spermatides dégénérescentes dans une culture de lapin adulte de 2 heures. *Cp* : corpuscules centraux postérieurs. *ca* : corps. cent. antérieurs. *v* : vacuole de dégénérescence.

Les noyaux se vacuolisent très vite. La vacuole nucléaire est périnucléolaire ou juxtanucléolaire, mais elle peut s'observer aussi au contact de l'ébauche de l'acrosome, c'est-à-dire au corpuscule central du groupe antérieur, ou du corpuscule central du groupe caudal lorsqu'il est entré en contact du noyau. D'ailleurs, la vacuolisation ne semble se produire que lorsque le noyau de la spermatide est en voie d'homogénéisation, et pas aux stades précoces de la spermiogénèse. Aux stades où existe le bâtonnet intranucléaire que j'ai décrit, il s'entoure aussi d'une vacuole.

Dans le cytoplasme, même vacuolisation autour des centrosomes tant du groupe que j'ai appelé antérieur que du groupe postérieur. Dans le groupe antérieur, les centrosomes deviennent plus évidents. Dans le groupe postérieur le centrosome ou la vacuole qui l'entoure groupent rapidement autour d'eux un fort amas de mitochondries. Le corps chromatoïde s'entoure souvent aussi d'une vacuole : l'idiozone vient s'accoler à la surface de la vacuole qui entoure les corpuscules centraux. Lorsqu'il était déjà accolé étroitement au noyau, une vacuole apparaît entre lui et le noyau avec, en son centre, un grain chromatique très net.

Le flagelle disparaît très vite, même dans les spermatozoïdes presque achevées, sans qu'on puisse suivre les étapes de cette disparition qui doit être très brusque.

A mesure qu'on approche de l'achèvement du spermatozoïde, la résistance à la dégénérescence paraît être de plus en plus grande. De 2 à 8 heures de culture, la dégénérescence est nette dans toutes les spermatides, tandis que les spermatozoïdes ne montrent guère d'altérations avant 24 heures. Alors leur tête devient de moins en moins colorable, le corpuscule central postérieur y devient très visible, car il reste colorable plus longtemps ainsi que l'acrosome qu'on voit alors nettement se poursuivre par un bâtonnet qui atteint la moitié de la tête où l'on cesse de pouvoir le suivre. Les spermatozoïdes disparaissent ensuite peu à peu par une sorte de dissolution. Le phénomène est très comparable à celui que j'ai observé chez les tritons (où il est plus facile à suivre) de la phagocytose des spermatozoïdes restant dans les ampoules séminifères par le syncytium sertolien.

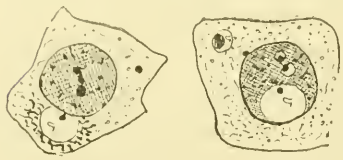


FIG. X. Dégénérescence de spermatides (lapin adulte, 8 heures. Formation de vacuoles : v. autour des nucléoles, des corpuscules centraux et des corps chromatoïdes.

Dans quelques cas favorables les spermatides ont pu se conserver en des points localisés de la culture jusqu'à 2 jours dans trop d'altération[1]. Les spermatocytes de 2e ordre et les spermatides jeunes dégénèrent par un autre processus : ils s'agglutinent les uns aux autres comme le font un peu plus tardivement les spermatocytes. Cette agglutination est plus rare dans les spermatides en voie d'évolution où on la retrouve cependant.

FIG. XI. Mitoses spermatocytaires dans un tube séminifère de lapin adulte situé dans la zone fertile (2 heures de culture). Dans le même tube, on trouve un peu plus loin les spermatocytes pachytènes agglutinés.

Notons bien ce fait que je crois important : c'est que les spermatides présentent toutes ces dégénérescences dans les tubes en bonnes conditions, à un moment où

1. La persistance pendant un temps exceptionnellement long (5 à 7 jours) des éléments de la spermatogénèse ne s'observe que dans les tubes fermés et près de la surface du grain ensemencé. Ces conditions ne sont d'ailleurs pas toujours suffisantes. En général, les spermatocytes sont seuls conservés, ils peuvent très exceptionnellement aller jusqu'à la mitose de maturation, mais les cellules dégénèrent au stade spermatide.

les spermatocytes de 1er ordre sont peu ou pas altérés et où souvent on observe des mitoses spermatocytaires qui ne présentent rien d'anormal. Il y a donc une sensibilité spéciale des spermatides aux causes de dégénérescence qui agissent ici.

Les Spermatocytes. — Ces éléments dégénèrent comme les spermatides, mais bien moins vite et pas d'une façon brutale. Il y a d'ailleurs des irrégularités très marquées dans la vitesse de cette dégénérescence. Quelquefois, elle est complète en 24 à 30 heures; d'autres fois, elle est plus lente et ne s'achève qu'en 3 jours et en 7 à 8 jours dans de rares cas. Cette dégénérescence se fait par un mode très différent de celle des spermatides. On voit d'abord les spermatocytes *s'agglutiner* par groupes de trois ou quatre. Cette agglutination se produit dans quelques éléments alors que les autres spermatocytes intercalés paraissent sains. Ce phénomène ne s'accompagne pas au début d'altérations cytologiques qui n'apparaissent que bien plus tardivement. Il est caractéristique de la zone fertile où il est régulier. Dans le centre asphyxique, il y a dégénérescence pure et simple de ces éléments, comme des autres, par nécrose de coagulation.

Fig. XII. Mitoses spermatocytaires dégénérescentes, culture de testicule de lapin adulte de 2 heures.

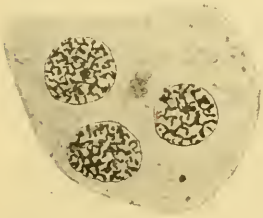


Fig. XIII. Spermatocytes pachytènes agglutinés à trois (lapin adulte 2 heures).

Les spermatocytes s'agglutinent en général par le centrosome (fig. XIII), les noyaux restant indépendants. Les centrosomes peuvent se rapprocher et rester indépendants ou se fusionner en une seule masse au centre du cytoplasme. C'est seulement dans les cellules ainsi agglutinées qu'apparaît la dégénérescence dont les premiers signes sont l'homogénéisation des amas mitochondriaux et la pycnose de certains des noyaux (ils ne sont pas tous également atteints). Peu à peu la dégénérescence atteint même les spermatocytes qui ne sont pas agglutinés et avec les spermatides, ces éléments tendent souvent *à se séparer de la couche basale* de spermatogonies. L'ensemble de ces phénomènes a été de vitesse assez variable dans mes diverses séries sans que j'aie pu saisir jusqu'ici les raisons de ces variations ; tantôt on trouve, après 24 heures à 30 heures, tous les spermatocytes dégénérés. Dans d'autres cas, après 22 heures, on trouve encore des mitoses spermatocytaires d'apparence normale et la plupart des

spermatocytes en bon état au moins en apparence, (fig. x). Il y a de très importantes variations locales dans une même culture.

Abstraction faite de l'agglutination constante, mais n'atteignant jamais tous les spermatocytes, la dégénérescence semble affecter d'autant plus les spermatocytes qu'ils sont à un stade plus avancé. Il est rare que les mitoses spermatocytaires puissent se continuer *in vitro*. On en trouve cependant dans quelques cas après 23 heures et plus qui sont d'apparence normale. Le plus souvent les cellules en mitose sont atteintes de façon très précoce, avant les spermatocytes en accroissement : on voit les centrosomes des pôles du fuseau disparaître et les fuseaux ont un aspect qui évoque l'idée que les deux extrémités se seraient dissoutes, ou que l'action orientante des centres aurait brusquement cessé, puis les chromosomes s'accolent et dégénèrent [1] (fig. XII, XIV).

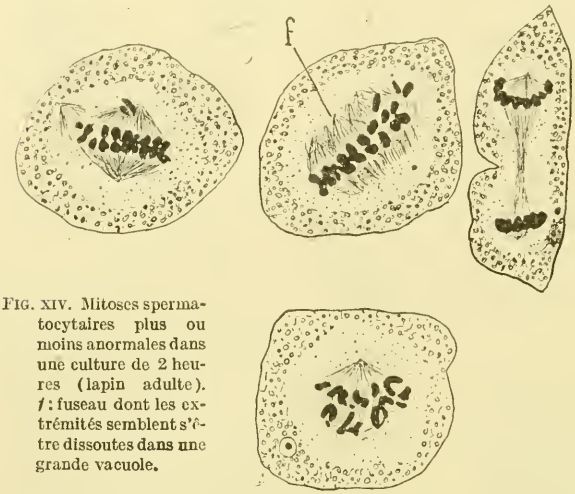


FIG. XIV. Mitoses spermatocytaires plus ou moins anormales dans une culture de 2 heures (lapin adulte). *f* : fuseau dont les extrémités semblent s'être dissoutes dans une grande vacuole.

Les spermatocytes au stade pachytène sont particulièrement sensibles aussi, soit qu'ils s'agglutinent de préférence aux autres, soit qu'ils subissent isolément une pycnose qui semble être précédée d'une désorientation du filament chromatique oganisé en bouquet à ce stade. Il semble que toujours dans ces dégénérescences, comme dans celles des spermatides d'ailleurs, l'action orientante du centre cellulaire soit la première chose atteinte dans la cellule. Les spermatocytes au stade leptotène se montrent en général

FIG. XV. Stade avancé de la dégénérescence de spermatocytes en mitose. L. adul. 8 heures.

1. Souvent aussi, on voit le centrosome se multiplier irrégulièrement et le fuseau tendre à devenir pluripolaire.

plus résistants, indépendamment de leur fragilité connue vis-à-vis des réactifs. Ils s'agglutinent cependant quelquefois, mais moins fréquemment, semble-t-il, et dégénèrent moins vite lorsqu'ils sont isolés. Il faut dire cependant que pendant 24 à 36 heures, au moins, les spermatogonies continuent certainement à se transformer en spermatocytes, d'où lignées nouvelles qui viennent se substituer à celles qui ont pu dégénérer et gênent pour bien apprécier la rapidité du phénomène.

Ces phénomènes de dégénérescence sont très marqués dans la zone fertile. Dans le centre asphyxique, il se produit une nécrose de coagulation rapide, ce qui fait qu'au début les cellules y paraissent plus altérées que dans la partie fertile, mais bientôt c'est dans cette dernière que les transformations sont les plus accentuées parce qu'elles continuent à évoluer. Les éléments dégénérés disparaissent d'ailleurs ici, bien vite *phagocytés* par ceux qui subsistent, tandis que les cadavres cellulaires persistent dans la zone asphyxique, si bien qu'après 2 jours les deux zones sont d'aspect nettement différent.

Evolution des Spermatogonies et des cellules de Sertoli

Les spermatogonies ne dégénèrent guère dans la zone véritablement fertile des cultures (alors qu'elles sont frappées de la même nécrose que les autres cellules dans le centre asphyxique). Celles qui étaient sur le point de se transformer en spermatocytes (spermatogonies croutelleuses de Regaud) continuent cette évolution et ne disparaissent que sous la forme de spermatocytes vers la fin du stade leptotène. Leur évolution affecte deux modalités différentes et les différences proviennent de l'état où se trouvait le tube séminifère lors de la mise en culture. S'il était au stade où la couche pariétale des spermatogonies tend à s'individualiser comme dans la fig. I, B, cette individualisation s'accentue rapidement et les éléments de la spermatogénèse, qui d'ailleurs semblent plus fragiles dans ces conditions, se séparent nettement de la couche basale en dégénérant pour former au milieu du tube une masse séparée. La couche pariétale est limitée du côté interne par un trait de plus en plus net de 2 à 8 heures ; cela est en somme l'exagération du phénomène que j'ai signalé

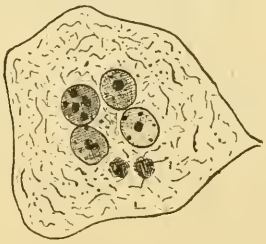


Fig. XVI. Spermatocytes de 2e ordre agglutinés (cobaye 2 jours).

chez les animaux de forte taille (fig. XVII), mais en culture il s'accentue beaucoup et apparaît lorsqu'il n'existait pas *in vivo*. Les différences peu

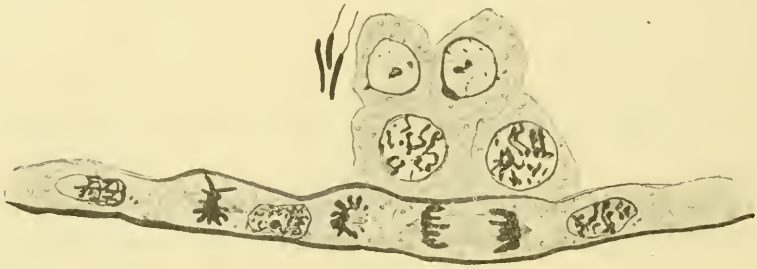


FIG. XVII. Multiplication des spermatogonies dans la couche pariétale nettement séparée des spermatocytes (Lap. ad. 8 heures) (au contact direct du plasma).

accentuées à ce stade *in vivo*, mais cependant facilement perceptibles entre les noyaux sertoliens et ceux des gonies, s'atténuent rapidement. Bien que je n'attache pas une extrême importance à l'état syncytial ou cloisonné du protoplasme, j'ai cherché à me rendre compte si le syncytium sertolien se cloisonnait ou si les gonies se fusionnaient ; la question est difficilement soluble. Il y a toujours dans la couche pariétale des éléments bien individualisés, mais il semble qu'il y ait une masse fondamentale comportant des noyaux qui reste insegmentée au moins au début.

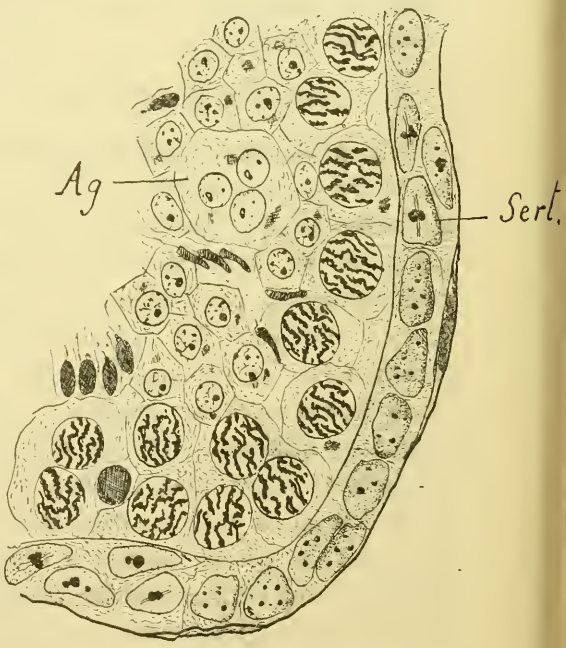


FIG. XVIII. Gonflement de la couche pariétale dans une culture de 8 heures. Lapin adulte. Sert : noyau sertolien ; ag : spermatides agglutinées.

Les mitoses spermatogoniales se rencontrent dans le vivant par séries dans un même tube. On les retrouve couramment sous cette forme dans les cultures de 2 à 8 heures, mais elles peuvent se retrouver très tard (7 jours), cela coïncide généralement avec la persistance prolongée des spermatocytes dans la même culture en d'autres points. Elles paraissent

évoluer normalement, tandis qu'à côté d'elles les mitoses spermatocytaires dégénèrent, mais elles ne continuent pas longtemps avec cet ensemble, avec ce rythme particulier qu'elles avaient *in vivo*, car bientôt après, si l'on retrouve encore çà et là des mitoses spermatogoniales, on ne les trouve plus en groupe. Après 48 heures, on ne distingue plus guère dans la couche pariétale les éléments sertoliens des éléments spermatogoniaux. Les uns et les autres sont revenus à l'état de petites cellules germinatives. Je ne chercherai pas ici les modalités de ce retour à un état commun, elles seront plus faciles à saisir chez les animaux où le dimorphisme entre cellules de Sertoli et gonies est très accentué.

Au cours de cette évolution, le nombre des éléments de la couche basale augmente certainement, mais il n'augmente pas beaucoup. Il y a surtout gonflement des cellules primitivement aplaties. Les mitoses, assez rares, suffisent-elles à pourvoir à cette médiocre prolifération ? S'y ajoute-t-il des amitoses dont on admet assez souvent l'existence à la base de la prolifération séminale des Vertébrés ? Je pense que les éléments sertoliens peuvent au début se diviser par amitose, mais je crois, étant donné ce que je sais de la spermatogénèse, dans divers groupes de Vertébrés, qu'une très grande réserve est nécessaire en ce qui concerne les spermatogonies.

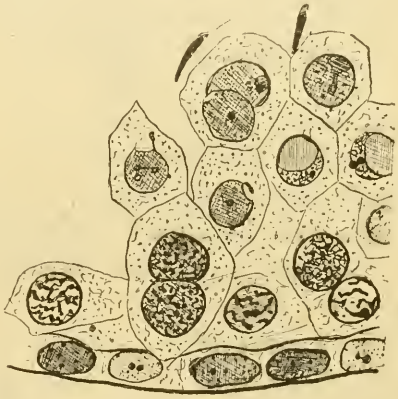


Fig. XIX. Gonflement de la couche pariétale et agglutination de spermatocytes dans une culture de 2 heures. Lap. adul. de petite taille.

Quel que soit le mode de division des cellules goniales, elles restent limitées par une ligne nette vers le dégénérat central pendant 24 à 48 heures. Pendant ce temps toutes les spermatogonies de la couche pariétale qui présentaient une structure dite croutelleuse se transforment en spermatocytes par formation d'un filament fin et accroissement de taille. Ce phénomène est des plus nets dans les tubes ayant ce type d'évolution à cause de la limitation tranchée de la zone pariétale et des spermatocytes dégénérés des lignées antérieures.

Après 48 heures et lorsque la dégénérescence des spermatocytes est avancée, les éléments pariétaux s'allongent vers le centre du tube et

tentent de phagocyter le dégénérat central, ce à quoi ils arrivent plus ou moins bien, selon son volume.

Dans une autre série de tubes séminifères, la limitation entre la couche à gonies et les éléments dégénérescents ne se fait pas bien, sans doute parce qu'elle n'était pas préparée au stade où on les mit en culture. Dans ces tubes, on voit aussi les spermatogonies et les cellules de Sertoli se gonfler, retourner à un état commun, mais la masse fondamentale de cytoplasme insegmenté dans laquelle on retrouve çà et là des éléments parfaitement délimités, envoie des prolongements entre les spermatocytes dégénérescents et il semble que ceux-ci restent toujours plus ou moins inclus dans les mailles de ce syncytium.

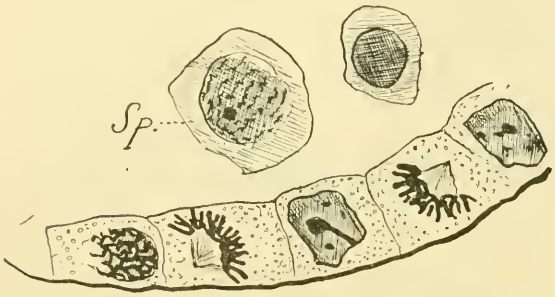


FIG. XX. Multiplication des spermatogonies dans une culture de lapin de 7 jours. Lap. adulte. Cette culture a montré une persistance anormalement longue des spermatocytes sp. qui commencent seulement à dégénérer

La phagocytose des dégénérats commence de bonne heure, sans doute précisément à cause de cette disposition. Ici encore on voit des cellules pariétales s'accroître et se transformer en spermatocytes leptotènes qui dégénèrent sous cette forme. Vers 48 heures à 3 jours en moyenne, on ne distingue plus les deux sortes de tubes l'une de l'autre et on peut les décrire ensemble.

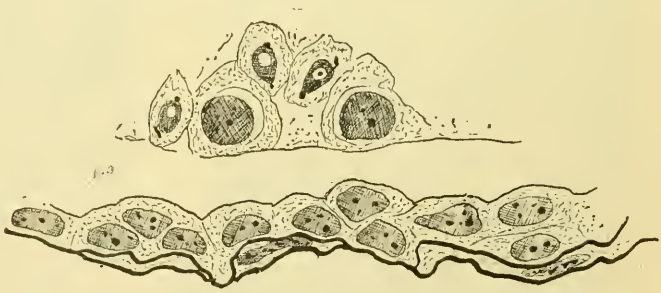


FIG. XXI. Séparation des sperm. dégénérés d'avec la couche pariétale. Culture de 20 heures, lapin de petite taille. Les éléments de la couche pariétale sont revenus à un état commun.

TUBES OUVERTS PAR LE PRÉLÈVEMENT. — Ces tubes présentent l'objet de choix pour étudier l'évolution de la couche pariétale, car dès le début de leur dégénérescence, les éléments de la spermatogénèse n'adhérant plus à la couche pariétale, les lavages entraînent leurs cadavres. Les cellules n'ont ainsi rien à phagocyter et ne sont pas gênées par les cadavres cel-

lulaires situés près d'elles. Ici jamais les spermatocytes ne survivent longtemps. La couche pariétale se gonfle considérablement et très vite les cellules *reviennent à un état commun* rappelant tout à fait le stade des petites cellules germinatives. En général, elles se disposent en une sorte d'épithélium élevé à noyaux basaux comparable à celui qu'on trouve dans certains testicules aspermatogènes (fig. XXXI). Sur eux se disposent souvent une couche d'éléments plus aplatis qui paraissent représenter ceux de la paroi supérieure du tube lorsqu'ils n'ont pas été complètement enlevés comme il est fréquent (fig. XXX).

Ces éléments se multiplient bien plus activement que ceux des tubes fermés, étant données probablement les conditions bien plus favorables. On y voit des mitoses assez fréquentes (fig. XXXI) et aussi des images qu'on peut interpréter comme figures de clivage. Ces tubes ouverts à la surface du grain de semence donnent lieu ici comme ailleurs à des phénomènes de cicatrisation (fig. XXXI, XXXVI). Ceci est assez remarquable, car les caractères épithéliaux des petites cellules sexuelles sont assez peu accentués, il est curieux de les voir se conduire, au début au moins, comme un épithélium véritable. Elles végètent donc, en s'aplatissant d'ailleurs beaucoup, à la surface du grain de semence et aussi du plasma. Elles ont sous cette *forme d'envahissement* un aspect qui ne diffère pas beaucoup de celui des cellules conjonctives qui contribuent à former la zone d'envahissement et peuvent la former à elles seules. On distingue toujours assez bien cependant les deux catégories sur le grain de semence, mais à la surface du plasma on ne les distingue plus du tout. D'ailleurs, on voit souvent, autour des tubes ouverts, les éléments conjonctifs regonflés se mêler aux éléments épithéliaux, ce qui est bien plus rare et bien plus tardif dans les tubes fermés (voyez fig. XLVII).

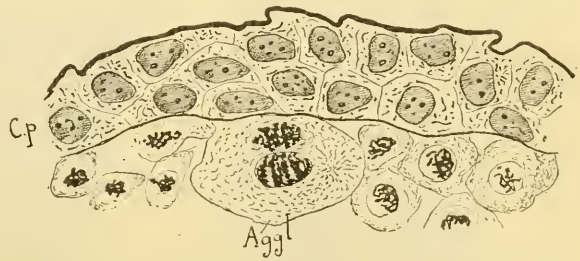


FIG. XXII. Séparation de la couche pariétale : cp d'avec les spermatocytes dégénérescents. Lapin de forte taille (2 heures) retour des éléments de la couche pariétale à un état commun.

PHAGOCYTOSE DES SPERMATOCYTES DÉGÉNÉRÉS. — Du 2e au 4e jour, les éléments survivants, disons pour être bref l'épithélium germinatif, phagocyte, les dégénérats cellulaires qui occupent la lumière de ces tubes

fermés. Cette phagocytose, ici pas plus qu'ailleurs, ne s'accompagne de phénomènes cytologiques bien remarquables. Les éléments inclus dans le syncytium deviennent de moins en moins colorables. Ils cessent de prendre l'hématoxyline au fer, et tranchent dès lors avec ceux du centre asphyxique. Ils se colorent ensuite par le vert lumière dans la méthode de Prenant, et disparaissent. Il est à remarquer que cette action cytolytique s'exerce non seulement sur les cellules incluses dans le protoplasme survivant, mais à une certaine distance d'elles et par exemple on trouve les mêmes transformations dans les éléments isolés dans le plasma, au voi-

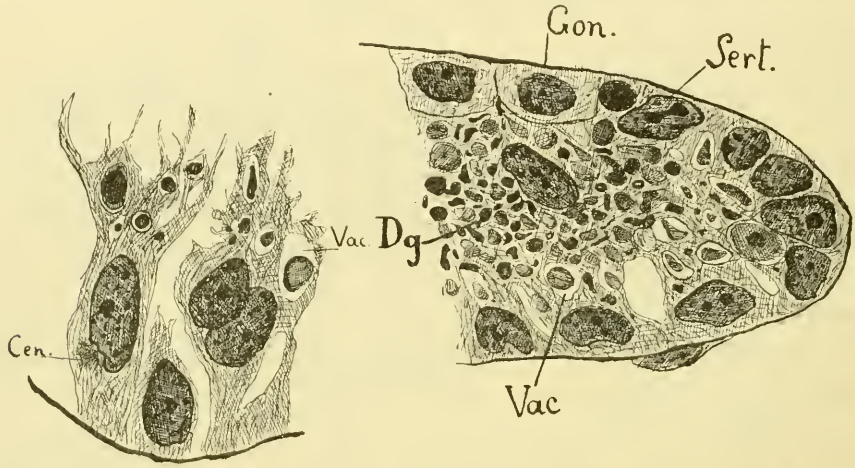


FIG. XXIII. Phagocytose des éléments dégénérescents par les cellules pariétales. Lap. adul. (3 jours). *Sert* : cellules de sertoli. *Gon* : gonies ayant toutes deux leurs caractères bien distincts. *Dg* : dégénérat central ; *Vac* : vacuoles entourant les débris phagocytés ; *Cen* : centrosome des cellules de Sertoli qui devient très apparent pendant la phagocytose.

sinage de la zone fertile. Cette cytolyse atteint les spermatozoïdes qui ne semblent guère présenter auparavant de lésion bien remarquable, peut-être simplement parce que leurs altérations ne sont pas faciles à déceler.

Pendant que les éléments pariétaux sont occupés à la phagocytose, les caractères spéciaux (gros nucléole et aspect syncytial) des éléments sertoliens sont généralement bien apparents. Certaines images montrent que ces caractères sont liés à la phagocytose (fig. XXXII).

Les cadavres cellulaires et autres dégénérats phagocytés paraissent être toujours dans une vacuole du cytoplasme sertolien.

La digestion par l'épithélium séminal des dégénérats s'accompagne de l'élaboration de graisse. En effet, à ce moment, apparaissent dans les tubes fermés des gouttelettes abondantes d'une graisse probablement phosphorée. En effet, l'acide osmique la colore en gris. Elle se redissout après

fixation osmique à moins que la chromisation n'ait été intense. On arrive facilement alors à la colorer en jaune par l'orange, teinte qui se superpose à la teinte grise osmique. Cette graisse paraît en rapport avec la phagocytose, car on n'en voit pas dans les cellules des tubes ouverts, même s'ils sont en contact avec le plasma, et par conséquent dans des conditions telles que leur nutrition est la meilleure. Je pense que ces granules graisseux représentent le matériel provenant de la transformation des cadavres cellulaires riches en nucléines et, partant, en phosphore.

FIG. XXIV. Tube retourné complètement à l'état embryonnaire. Cult. test. lapin adulte (3 jours), *gcg*, *pcg*, grandes et petites cellules germinatives ; *mit.* cellules en mitose.

C'est probablement là la forme de mise en réserve du phosphore comme d'autres faits l'indiquent.

Une fois la phagocytose terminée, cette graisse va en diminuant, utilisée sans doute pour la multiplication cellulaire. Lorsque la plupart des cadavres ont disparu, l'épithélium séminal prend une forme plus régulière, analogue à celle qu'il a dans les tubes aspermatogènes. La phagocytose n'est d'ailleurs pas totalement terminée, après ce gros effort. On en trouve toujours un peu à cause de la dégénérescence de certains éléments de l'épithélium séminal. D'ailleurs, la quantité très variable des éléments dégénérés fait que la phagocytose marche avec une vitesse très variable aussi. Elle peut être terminée en 4 ou 5 jours dans les cas favorables, plus tôt encore pour les tubes qui sont ouverts et peuvent se vider partiellement du dégénérat. Elle n'est pas achevée après 6 ou 7 jours lorsque le dégénérat est abondant ou la dégénérescence lente. Dans ce cas, beau-

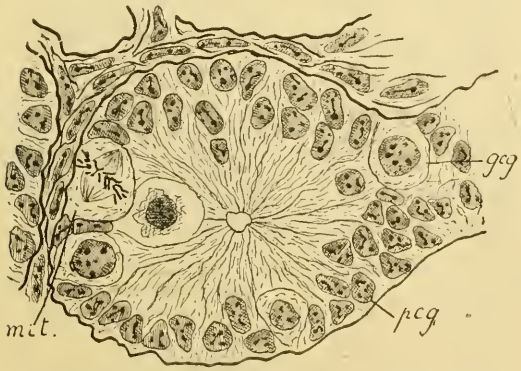


FIG. XXV. Tube retourné de façon précoce à l'état embryonnaire parce qu'il était ouvert à la surface du plasma et a pu se vider des éléments dégénérescents. Lap. adul. 20 heures. (L'ouverture du tube est visible dans une des coupes suivantes).

coup d'éléments de la couche pariétale succombent et les conditions de vie deviennent des plus précaires.

Evolution des tubes indifférents. — Je ne comprendrai dans cette description que les tubes en bonnes conditions où la phagocytose est achevée ou à peu près. Le plus fréquemment, ils renferment des éléments d'une seule espèce, de petite taille, parmi lesquels on distingue mal ce qui peut ressembler plus à des noyaux sertoliens ou à des spermatogonies. Je pense qu'on doit admettre qu'on est revenu à l'état indifférent de petites cellules germinatives. Ces éléments se multiplient par karyokinèse, semble-t-il, car les mitoses assez nombreuses qu'on y rencontre semblent pouvoir fournir à l'augmentation de nombre qui est en général peu considérable. Rarement on voit ces éléments se stratifier et occuper tout le tube ; habituellement ils ne constituent qu'une couche pariétale. Le tube a d'ailleurs subi au cours des transformations précédentes une diminution de calibre par ratatinement et plissement de sa paroi propre.

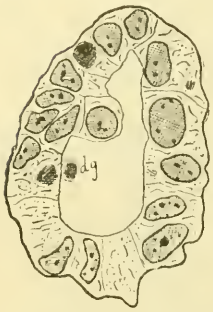


Fig. xxvi. Tube retourné à l'état de petites cellules germinatives qui restent rangées en un épithélium bien net. Lapin adulte, 7 jours.

Il peut se produire dans les vieilles cultures (de 4 à 10 jours) deux ordres de phénomènes qui méritent une étude séparée.

Tentatives d'évolution spermatogène. — On ne peut qualifier autrement le phénomène que voici et qui, sans être régulièrement observé, n'est pas absolument rare dans les cultures âgées. Certaines des petites cellules pariétales s'arrondissent, leur structure nucléaire change, le nucléole assez gros est remplacé par une chromatine en petites mottes pariétales qui rappelle tout à fait celle des spermatogonies croutelleuses. Ces cellules grossissent rapidement et il y apparait un filament nucléaire fin qui ne peut laisser de doute : on a affaire à des spermatocytes au stade leptotène. Ils paraissent d'ailleurs incapables d'aller plus loin et dégénèrent sous cette forme. Habituellement cette évolution se fait par groupes isolés, de 2 ou 3 cellules et elle est rapidement abortive. Dans un cas (fig. xxviii) je l'ai vue se poursuivre assez régulièrement et atteindre à la fois un grand nombre de cellules dans un même tube. Peu semblaient dégénérer et on ne peut dire ce

Fig. xxvii. Mitose dégénérative dans une grande cellule germinative. Lap. adul. 11 jours.

qu'elles seraient devenues si la fixation n'avait interrompu leur carrière. Je n'ai cependant jamais vu dans les vieilles cultures des spermatocytes de nouvelle formation atteindre le stade pachytène qui jusqu'ici, semble incompatible avec les conditions de l'expérience. Il faut bien distinguer ce phénomène de la persistance des spermatocytes formés antérieurement à la mise en culture et qui ont continué leur évolution qu'on sait être très lente ; c'est ici le début sur nouveaux frais d'une nouvelle évolution spermatogène et l'aspect morphologique des deux phénomènes est d'ailleurs très différent.

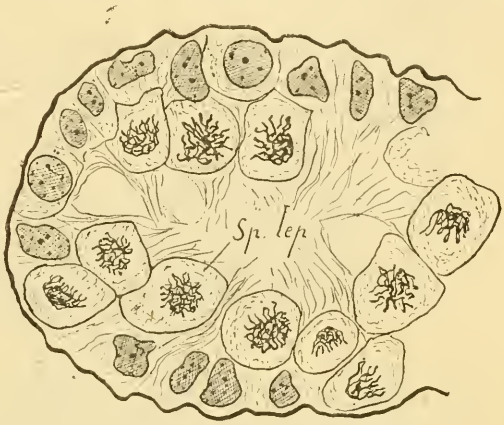


FIG. XXVIII. Réapparition de spermatocytes leptotènes sp. lep. dans une culture de testicule de lapin adulte (9 jours).

C'est en général dans les même séries (mais pas toujours dans les mêmes cultures) qu'on observe le phénomène de persistance des spermatocytes et celui de leur reformation, ce qui n'a rien que de très naturel.

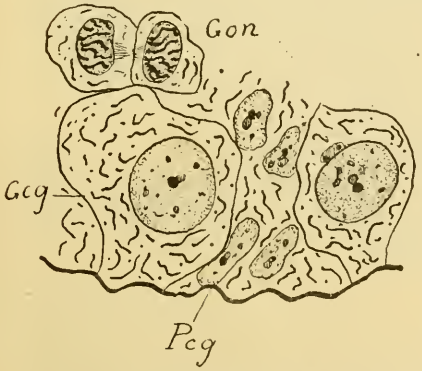


FIG. XXIX. Télophase d'une mitose d'apparence goniale gon. dans une vieille culture de 9 jours où se reproduisent dans d'autres points des spermatocytes leptotènes.

EVOLUTION EN GRANDES CELLULES GERMINATIVES. — Elle semble peut-être plus fréquente que l'évolution spermatogène, mais n'est pas absolument de règle comme je l'avais cru tout d'abord.

Je ne l'ai jamais trouvée aussi intense que dans une série provenant de lapins de petite taille, probablement peu âgés et dont la spermatogènèse était peu active, encore n'était-elle pas aussi intense dans toutes les cultures. Il est rare cependant que quelques cellules ne se transforment pas, dans les vieilles cultures, en éléments de grande taille qui dégénèrent après avoir présenté un gonflement du noyau qui rappelle le gonflement prophasique, une augmentation considérable du cytoplasme et qui, la plupart du temps, meurent à l'occasion d'une mitose pluripolaire dégénérative.

Etant donné ce que je pense des grandes cellules germinatives, je considère ici comme ailleurs cette évolution comme représentant une évolution ovulaire avortée.

Il est à noter que les deux types d'évolution spermatogène et en grandes cellules sexuelles [1] ne s'excluent pas, on peut les rencontrer dans la même culture ou dans le même tube séminifère (fig. XXIX). On sait au

FIG. XXX. Tube ouvert dans une culture de lap. adul. (3 jours). Petites cellules germinatives redevenue épithéliformes.

reste que chez les Batraciens une évolution oviforme bien caractérisée peut s'observer dans des tubes en prespermatogénèse, mais ici lorsque l'évolution spermatogène est très marquée, l'évolution en grandes cellules est nulle ou très faible, et inversement. Il y a donc antinomie relative entre elles.

Je ne suis pas arrivé à saisir jusqu'ici les causes déterminant l'un ou l'autre phénomène, mais on peut dire que la cause n'est pas seulement dans le tissu lui-même, puisque dans une série provenant du même organe on

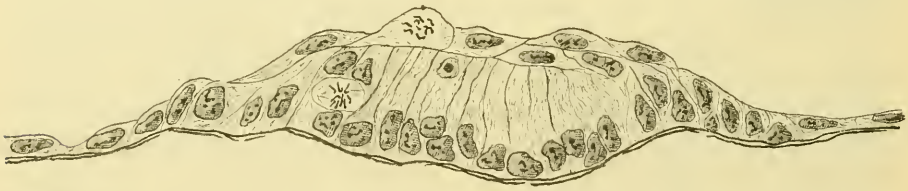


FIG. XXXI. Tube ouvert dans une culture de lap. ad. (3 jours). Multiplication mitotique et cicatrisation latérale.

observe des variations très grandes, ni dans les conditions générales qui ont été les mêmes. Sans doute interviennent de nombreuses variations d'ordre local dont l'analyse est difficile.

EVOLUTION DES TUBES OUVERTS. EPITHÉLIUMS DE CICATRISATION. — Etant donné le peu de phagocytose qu'on trouve dans de tels tubes, le retour à l'état indifférent des éléments n'est gêné par rien. Très vite, les éléments pariétaux reviennent à l'état d'épithélium cylindrique où l'on ne distingue qu'une seule catégorie d'éléments : les petites cellules germi-

1. Pour être bref disons « évolution oviforme ».

natives. Elles sont souvent plus hautes ici qu'ailleurs. On ne les voit pas évoluer en spermatogonies croutelleuses et spermatocytes, même lorsque cette évolution est marquée dans les tubes adjacents. L'évolution en grandes cellules germinatives est aussi fort rare ; ceci montre l'influence sur ces phénomènes de conditions purement locales et topographiques. Il semble notamment que la disposition en tubes soit nécessaire pour que l'évolution spermatogène puisse se produire. Le fait que le tube est ouvert, que les cellules ont à assumer une fonction épithéliale suffit à modifier considérablement les conditions et par elles la morphologie.

Cette fonction épithéliale se caractérise bientôt par un fait que j'ai

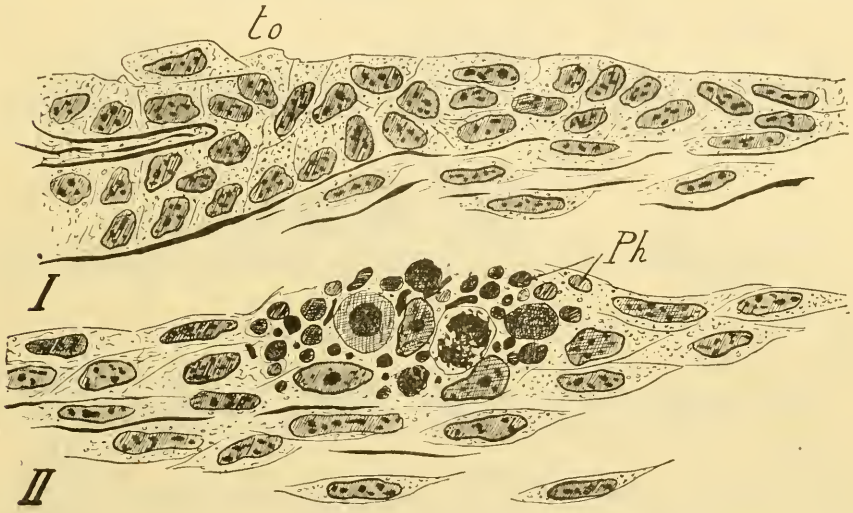


FIG. XXXII. Bord de la zone d'envahissement dans une culture de 7 jours. Il est la suite à la gauche de I. Cette zone d'envahissement est formée principalement par l'épithélium d'un tube ouvert : to. Au point : ph les cellules d'envahissement ont rencontré un groupe de spermatocytes dégénérescents qui était à la surface du plasma et le phagocytent.

déjà signalé maintes fois et dont OPPEL (1913) avait commencé l'étude méthodique : la cicatrisation des surfaces conjonctives par cet épithélium. Sur les bords du tube ouvert on voit les cellules germinatives s'étaler très rapidement en s'aplatissant beaucoup et donnant ainsi lieu au phénomène de cicatrisation épithéliale si caractéristique. Cet épithélium de cicatrisation est généralement très plat, au début, et les cellules qui le constituent ne se distinguent des cellules conjonctives sous-jacentes qu'au voisinage immédiat du tube ouvert ; mais peu à peu, à mesure que les cellules se multiplient, elles rétablissent une sorte d'épithélium cubique,

C'est sans doute à cause de cet appel de la cicatrisation que la multi-

plication est toujours bien plus active dans les tubes ouverts et dans les épithéliums de cicatrisation que dans les tubes fermés, il faut tenir compte aussi de ce que les premiers sont, par leur situation, dans des conditions meilleures.

Il n'est pas rare d'ailleurs de trouver des régions où la distinction entre les cellules des tubes ouverts et les cellules conjonctives sous-jacentes n'est pas facile à faire une fois que ces dernières sont regonflées. Lorsqu'il se forme des épithéliums de cicatrisation sur le grain de semence, les deux séries d'éléments restent assez distincts.

La zone d'envahissement. — Dans les cultures de testicule adulte,

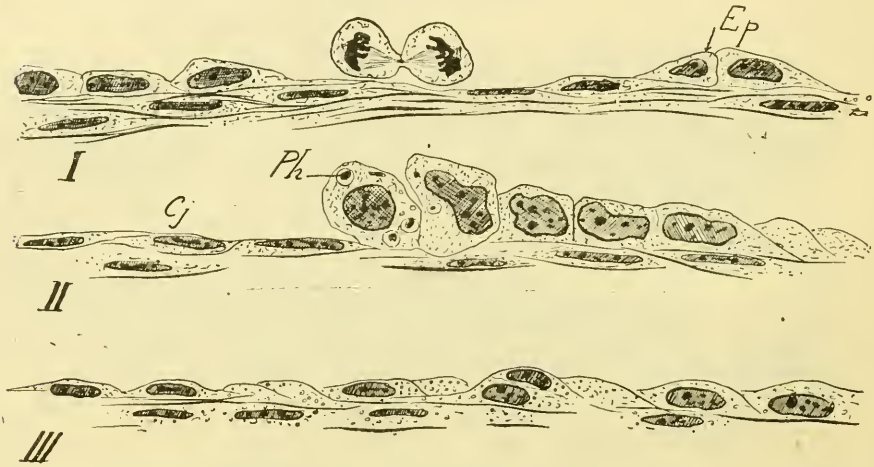


Fig. XXXIII. Epithélium de cicatrisation à la surface d'une culture de lapin adulte de 7 jours. I, II, III, sont placés bout à bout. *ep* : cellules épithéliales différentes des cellules conjonctives cj ; *ph* : débris cellulaires phagocytés par des cellules épithéliales.

elle est abondante, bien plus que dans les cultures de testicules embryonnaires. Il faut distinguer une zone d'envahissement en surface et une zone d'envahissement en profondeur que je n'ai jamais rencontrée ailleurs avec autant de développement.

La zone d'envahissement en surface peut être d'origine conjonctive ou épithéliale. Je l'ai vue dans plusieurs cas se former nettement aux dépens de l'épithélium de cicatrisation comme dans les cultures de rein (fig. XXXVI). Elle est ici plus fréquente et plus régulière à cause d'une fibrinolyse moins active. Dans d'autres cas, les cellules conjonctives seules forment la zone d'envahissement, car il n'y a pas toujours d'épithélium de cicatrisation. Dans tous les cas, je n'ai pu distinguer sur la surface du plasma les éléments d'origines diverses : les cellules d'origine épithéliale

restent un peu plus hautes au voisinage du grain de semence, mais un peu plus loin, on ne leur retrouve plus aucun caractère différentiel.

FIG. XXXIV. Zone d'envahissement en profondeur et en surface au bord d'une culture de 7 jours. Lap. ad. *to* : tubes ouverts ; *pl* : plasma.

La zone d'envahissement en profondeur est habituellement d'origine conjonctive, mais il semble bien que les cellules germinatives de tubes

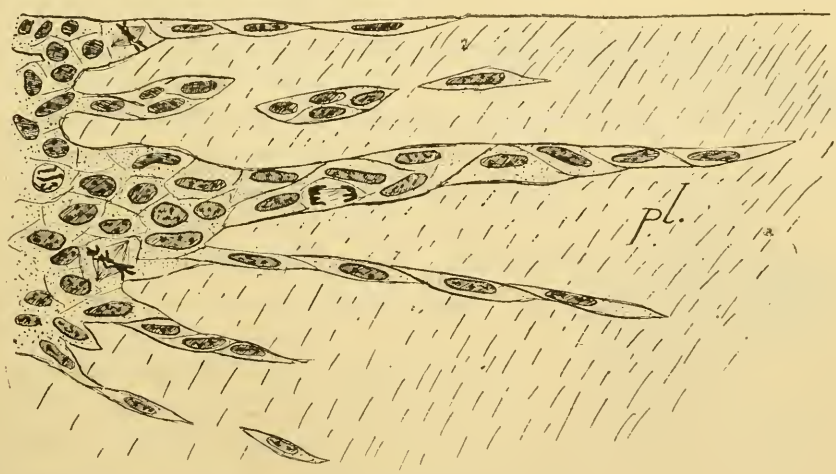


FIG. XXXV. Zone d'envahissement au bord d'une culture de 9 jours. Les cellules indifférentes s'imbriquent et se groupent en boyaux (Lapin adulte).

ouverts peuvent participer à sa formation. Elle m'a paru d'autant plus, active que les dégénérescences étaient plus abondantes dans le fragment

ensemencé. Il est évident que toutes les cellules, quelle que soit leur origine, fuient cette zone d'autolyse si rien ne s'oppose à leur passage. Elles fuient en direction radiée et d'autant plus activement qu'on est moins loin de la surface (fig. XXXIV).

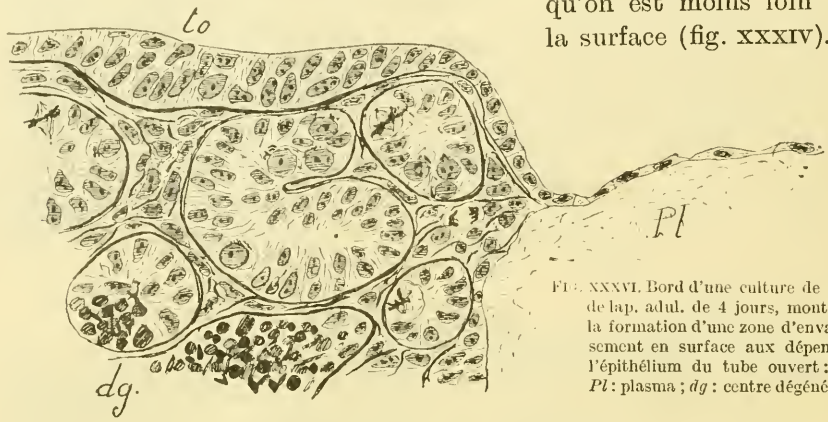


FIG. XXXVI. Bord d'une culture de test. de lap. adul. de 4 jours, montrant la formation d'une zone d'envahissement en surface aux dépens de l'épithélium du tube ouvert : to ; *Pl* : plasma ; *dg* : centre dégénéré.

Dans cette zone d'envahissement, la multiplication est active, ce qui montre qu'il y a non seulement migration, mais culture véritable. Cette culture persiste après qu'on a enlevé le fragment ensemencé. Les cellules de cette zone d'envahissement ont l'aspect fusiforme qu'ont toutes les cellules en pareille occurrence, ce qu'il faut bien se garder de considérer comme un signe de leur origine. Très souvent, elles se groupent en réseau ou en cordons ou boyaux pleins, ou rarement creux, dans lesquels les cellules sont imbriquées exactement comme pour le rein. Je pense que l'activité de l'envahissement en profondeur est due à l'abondance des dégénérescences d'une part, jointe à un besoin moins grand d'oxygène qu'on observe toujours dans les cultures de testicule.

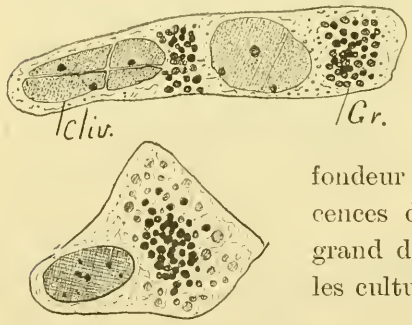


FIG. XXXVII. Cellules interstitielles d'une cult. de 8 heures. Lap. adul. Groupement des grains de graisse : *gr* ; *cliv* : image de clivage.

Evolution des éléments interstitiels

Les cellules interstitielles participent dès le début aux phénomènes de culture. Tout d'abord leur cytoplasme se regonfle et les enclaves, (graissseuse en général) se groupent en un amas bien net et localisé. Avec les fixations mitochondriales réapparaissent dans le cytoplasme (de 18 à 20 heures) des chondriocontes longs qu'on ne trouvait pas auparavant,

puis les graisses changent de colorabilité, elles se teintent en bleuté par l'hématoxyline ferrique, coloration qui se superpose à la coloration grise de l'acide osmique, le nombre des grains diminue peu à peu, puis elles disparaissent complètement.

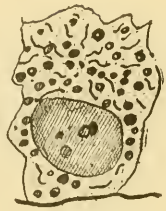


FIG. XXXVIII. Cellule interstitielle dans une culture de 20 heures. Lap. ad. Réapparition des chondriocontes (Les grains de graisse dans cette préparation se colorent par l'hématoxyline ferrique).

Pendant ce temps, les cellules interstitielles se mitosent activement et, vers 2 jours de culture, on ne les distingue plus du tout des éléments conjonctivo-vasculaires qui se multiplient également très vite. Dans deux cas, le hasard des prélèvements m'a fait mettre en culture des fragments renfermant des canaux du *rete testis*. L'épithélium a survécu sans grande modification, montrant une sensibilité moindre que les cellules germinatives à l'asphyxie et donnant lieu à la surface à des phénomènes de cicatrisation. Je n'ai pas eu l'occasion de le suivre au delà de trente heures.

FIG. XXXIX. Mitose dans les cellules interstitielles (Cobaye 3 jours).

II. — Cultures de testicules d'animaux divers en plasma étranger

La description précédente servant de base me permettra d'être très bref. J'aurai seulement à indiquer les différences.

En ce qui concerne les dégénérescences des éléments de la lignée séminale, elles ont *toujours été plus brusques* que dans les auto-cultures, les spermatocytes semblent surtout dégénérer sensiblement plus tôt. Jamais leur survie ne se prolonge comme dans les auto-cultures, le mode de dégénérescence n'est pas différent : on trouve les mêmes phénomènes d'agglutination (plus accentués), la même séparation entre la couche pariétale et les éléments dégénérés. Les testicules de cobaye que j'ai employés avaient une spermatogénèse active, ceux de rats étaient en spermatogénèse, mais à un degré d'ac-

FIG. XL. Mitose et clivages dans les cellules interstitielles Rat (3 jours).

tivité certainement moindre. De cela a résulté une évolution meilleure chez ces derniers, mais la nature du milieu ne peut, je crois, être invoquée pour expliquer ces légères différences.

FIG. XLI. Culture de tube séminifère de cobaye (2 jours). Noyaux de Sertoli (*ser*), spermatogonies poussiéreuses : *gp* et croutelleuses : *gcr* bien reconnaissables. Couche pariétale : *cp*, bien séparée du dégénérat central *dg*.

Chez le cobaye, les noyaux de Sertoli ont un aspect bien caractéristique décrit par BOUIN, et ils se distinguent aisément des spermatogonies. L'aspect syncytial du cytoplasme sertolien, net dans les premières heures, ne se conserve pas et on trouve après deux jours, les éléments de Sertoli épithéliformes et assez bien individualisés. On leur trouve encore leur noyau à nucléole gros et complexe si caractéristique. Leur cytoplasme est fibrillaire. Les éléments sont de grande taille et favorables à l'analyse cytologique. La fibrillation ne paraît pas être de nature mitochondriale bien que les mitochondries soient dès ce moment redevenues filamenteuses et orientées en général comme les fibrilles. C'est une sorte de faisceau de tonofibrilles qui donne cet aspect aux cellules, fréquemment on y trouve un diplosome superficiel, souvent aussi un autre basal. Cependant quelquefois le cytoplasme est centré autour d'un point paranucléaire.

FIG. XLII. Sphère géante dans une grande cellule sexuelle (Rat 7 jours).

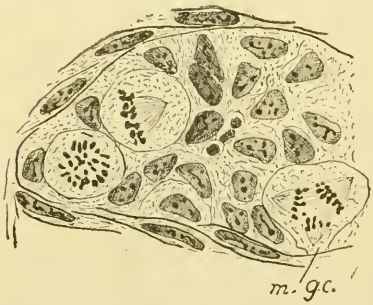


FIG. XLIII. Grandes cellules sexuelles (?) dans une culture de rein (3 jours).

Aux stades jeunes, les spermatogonies des deux catégories poussiéreuses et croutelleuses sont bien reconnaissables. Les poussiéreuses sont en bon état, les croutelleuses dégénèrent fréquemment, elles ne doivent pas aller loin dans leur évolution, car *on ne trouvera plus ici de spermatocytes néoformés* comme dans les auto-cultures. Plus tard, les spermatogonies

poussiéreuses se multiplient, quelquefois par mitose, mais le plus souvent, semble-t-il, par clivage. Les noyaux de Sertoli se multiplient aussi par un clivage décrit par P. Bouin, mais leurs caractères spéciaux s'atténuent au cours de cette multiplication et ils en arrivent après 3 ou 4 jours à n'être plus très différents des noyaux spermatogoniaux dont il devient d'autant plus difficile de les distinguer que les spermatogonies ont aussi pris un aspect épithéliforme. Cependant je n'ai pas obtenu (après 4 jours) le retour à un état commun, et on distinguait encore les deux sortes d'éléments bien que leurs caractères propres se soient très atténués.

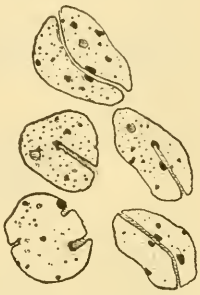


Fig. XLIV. Clivages des noyaux des petites cellules sexuelles (Rat 5 jours).

A 3 et 4 jours, on voit des gonies se transformer encore en le type à noyau croutelleux, cette évolution *aboutit rapidement à une dégénérescence.* Je n'ai pas vu chez le cobaye se former de grandes cellules germinatives, bien qu'il semble y avoir quelquefois une tendance à cette évolution.

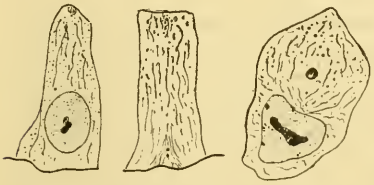


Fig. XLV. Petites cellules sexuelles dont quelques-unes ont encore l'aspect sertolien (Cobaye 3 jours).

Chez le rat, les dégénérescences sont aussi rapides que chez le cobaye. Le dimorphisme entre cellules de Sertoli et spermatogonies est moins accentué, quoique très net. Assez rapidement, les deux sortes d'éléments retournent à un état commun. Les noyaux sertoliens se clivent rapidement tandis que les noyaux spermatogoniaux se multiplient par des karyokinèses et peut-être aussi par amitose. Tous les noyaux de la couche pariétale reviennent très vite à l'état qu'on peut appeler petites cellules germinatives. Il semble y avoir eu assez souvent une tendance à l'évolution en grandes cellules germinatives reconnaissables surtout à des mitoses dégénératives multipolaires. Toutefois, il faut bien se garder de prendre le gonflement prophasique pour une augmentation de volume par accroissement du cytoplasme, aussi, en l'absence de caractères sûrs, je ne pourrais affirmer que l'évolution en grandes cellules était ici bien authentique.

Fig. XLVI. Mitoses pluripolaires dans les cellules sexuelles (Rat 3 jours).

Il s'est trouvé que, dans les cultures de rat, les épithéliums, de cicatrisation étaient particulièrement abondants. Ils n'avaient aucun caractère spécial, formés comme chez le lapin de cellules cylindriques toutes semblables.

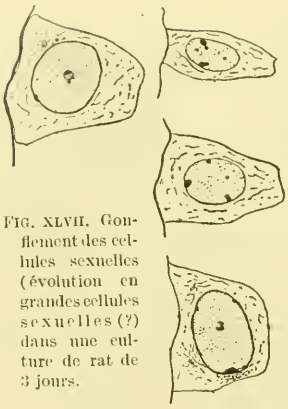


FIG. XLVII. Gonflement des cellules sexuelles (évolution en grandes cellules sexuelles (?) dans une culture de rat de 3 jours.

PARTICULARITÉS OBSERVÉES DANS DIVERSES AUTRES CULTURES

Les cultures de testicules de pigeon ont paru se trouver fort mal du plasma étranger (chat) et ont toutes dégénéré rapidement.

Celles de coq adulte (auto-culture) ont évolué comme celles de Mammifères, avec une rapidité un peu plus grande, semble-t-il. En 24 heures, tous les éléments de la spermatogénèse ont dégénéré et la couche pariétale est déjà gonflée et forme un épithélium cubique. A 48 heures, la phagocytose des dégénérats est déjà fort avancée.

Les cultures de chat sont revenues rapidement à l'état embryonnaire.

Les cultures de testicules de tortue (auto-cultures) m'ont permis de préciser quelques points. La dégénérescence commence à être sensible de 2 à 4 jours ; à 7 jours, le gonflement de la couche pariétale s'accentue, on y distingue des cellules petites et d'autres plus grandes rappelant les

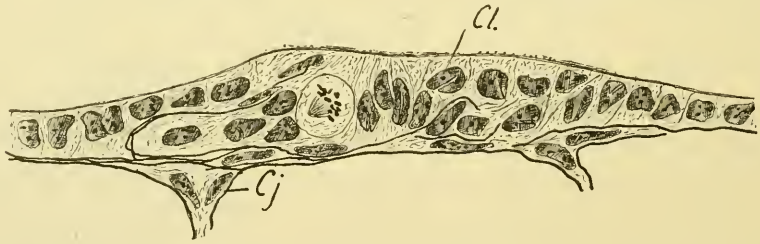


FIG. XLVIII. Evolution d'un tube ouvert à la surface d'une culture de rat de 3 jours. Confusion des cellules sexuelles avec les cellules conjonctives.

grandes cellules germinatives du testicule embryonnaire. Les petites présentent de fréquentes images de clivage et de rares mitoses tout comme dans le testicule impubère du même animal.

Pendant 7 à 8 jours, l'évolution des gonies en spermatocytes leptotènes continue. Ici, il est certain qu'il s'agit d'une évolution qui s'est produite *in vitro*, à cause de la séparation précoce du dégénérat antérieurement

formé d'avec la couche pariétale, où l'on retrouve cependant plus tard, des figures au stade leptotène. Cette évolution ne continue pas vers le 10e jour. Il s'agit ici seulement d'un phénomène préalablement amorcé, qui continue quelque temps comme cela se voit, au début, chez le lapin ; il ne faut pas oublier qu'une semaine équivaut ici comme évolution à 24 heures, chez un homéotherme.

Du 10e au 12e jour, la phagocytose est active. On se rend bien compte ici, à cause de la sériation plus précise, de sa rapidité relative par rapport aux autres phénomènes.

Les épithéliums de cicatrisation se forment ici avec une grande lenteur. On y trouve mêlées des cellules grandes et petites, ce qu'on ne voit pas chez les Mammifères.

J'ai cultivé quelques fragments de testicule de jeune tortue où les cellules ont continué à vivre sans dégénérescence aucune. La fixation de ces pièces ayant été excellente, j'ai pu me rendre compte de quelques particularités. Les petites cellules germinatives ont un nucléole latéral bien caractéristique qu'on reconnaît encore chez l'adulte. Elles se multiplient surtout par clivage. Elles se transforment en grandes cellules qui, par leur noyau à grand nucléole, leur centrosome entouré d'irradiations et de mitochondries granuleuses, leur dégénérescence en chromatolyse, rappellent tout à fait les gonies primitives des Amphibiens lorsqu'elles inclinent vers l'évolution oviforme. On retrouve de semblables éléments dans le testicule en spermatogénèse ; ils y sont rares, mais redeviennent plus nombreux dans les cultures.

Les testicules de triton que j'ai cultivés m'ont montré des phénomènes de survie plutôt que de culture pendant les premiers jours. Les spermatozoïdes des ampoules n'ont pas montré la moindre tendance à dégénérer, les noyaux des cellules basales ont paru seulement se multiplier un peu par clivage. Au delà de quelques jours, il devient difficile de conserver les préparations, une asepsie suffisante n'étant pas commode à obtenir avec ces animaux dont les organes renferment très probablement divers microorganismes.

En somme, dans les hétérocultures : pas d'évolution spermatogène, pas de persistance des spermatocytes comme dans les autocultures. Survie des spermatogonies dans les mêmes conditions que dans les autocultures. Lorsque le dimorphisme entre les cellules de Sertoli et les spermatogonies est très accentué *in vivo*, il persiste plus longtemps dans les cultures.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

En résumé l'histoire des cultures de testicule confirme la règle générale de la dédifférenciation. Cette dédifférenciation comporte deux étapes fort nettes : 1° retour des tubes en spermatogénèse à l'état embryonnaire qui s'observe dans la zone fertile et dans les tubes ouverts.

2° Retour à un état commun, dans la zone d'envahissement des éléments d'origines diverses.

Il faut cependant remarquer que la persistance des éléments de la spermatogénèse est, au moins dans quelques cas favorables, beaucoup plus longue que la persistance des autres différenciations cellulaires. Il faut retenir ensuite qu'une *reprise d'une évolution spermatogène* abortive, il est vrai, mais d'un intérêt capital au point de vue théorique, *est possible dans les cultures vieilles*, déjà partiellement dé-différenciées.

Ces phénomènes s'observent seulement dans les tubes séminifères encore fermés recevant leur nourriture de l'extérieur, jamais dans des tubes ouverts, ni à la surface du plasma. Une *certaine disposition topographique des éléments est donc une condition nécessaire de l'évolution spermatogène.* Ce n'est pas une condition suffisante, car dans bien des cas, malgré qu'elle soit réalisée, il n'y a nulle tendance à l'évolution spermatogène, ce qu'on observe dans quelques auto-cultures et dans toutes les hétéro-cultures.

Ce qui frappe dans ces dernières c'est *la sensibilité des éléments de la spermatogénèse* depuis le stade spermatocyte à l'*hétéro-spécificité du milieu* tandis que les autres éléments, même testiculaires, y sont indifférents. Nous savons, au reste, que ces éléments de la spermatogénèse sont sensibles à toutes sortes de conditions soit locales : ectopie (Branca), observations expérimentales d'Ancel et Bouin; soit générales : captivité (Branca). Ce sont évidemment des conditions locales : compression, désorientation, qui déterminent souvent leur disparition dans les auto-cultures. Ce ne sont pas des conditions générales puisque, quelquefois, la persistance des spermatocytes et leur reformation est possible.

Au contraire, dans les hétéro-cultures, la dégénérescence des éléments de la spermatogénèse est si brusque et si sûre qu'on sent très bien que c'est une question de milieu.

Il est impossible de ne pas rapprocher cette sensibilité des éléments de la spermatogénèse à un milieu étranger, du fait très anciennement connu de la stérilité des hybrides. Il est évident que chez eux les cellules

sexuelles vivent dans un milieu partiellement étranger, tout au moins dès le moment où tend à s'effectuer selon la règle mendélienne le partage des chromatines paternelle et maternelle. Les recherches de GOLDSMITH montrent que la sensibilité des éléments de la spermatogénèse chez les hybrides est de même ordre que celle que nous observons ici, les spermatides étant plus sensibles, les spermatocytes l'étant moins.

Mais pourquoi la sensibilité spéciale à l'hétérogénéité du milieu ? C'est donc qu'à partir du spermatocyte jusqu'à la spermatide l'évolution cellulaire est nécessairement en liaison intime avec celle de l'organisme ou bien elle n'est pas. En effet, elle ne peut pas se prolonger bien longtemps séparée de lui dans les auto-cultures où se trouvent cependant toutes les substances émises par lui. Elle est totalement impossible dans les hétéro-cultures où ces substances ne sont pas en harmonie avec les cellules cultivées. Il est donc probable *qu'à cette période de leur évolution les cellules sexuelles reçoivent quelque chose de l'organisme et quelque chose qui est étroitement spécifique* (contrairement à ce qui est pour toutes les autres cellules). Ceci doit nécessairement frapper tout biologiste qui a l'attention appelée sur la question de l'hérédité des caractères acquis. A l'encontre de tous les faits cytologiques (grossièrement morphologiques d'ailleurs) qu'on invoque contre leur possibilité, voici des faits d'ordre physiologique parfaitement en accord avec une série de faits biologiques généraux qui indiquent la nécessité d'une *collaboration étroite du soma et du germen pendant cette période de la genèse des gamètes* dont la longueur anormale évoquait déjà une idée de ce genre. Puisqu'à cette période caractéristique de la genèse des gamètes, le germen ne peut (par une exception unique jusqu'ici) se passer de son soma spécifique, c'est qu'il lui emprunte quelque chose de spécifique. C'est là un argument important contre les impossibilités théoriques qu'on oppose à l'hérédité des caractères acquis.

Une autre série de faits intéressants réside dans ceci : que si nous nous plaçons en milieu homospécifique, des conditions venues probablement du milieu permettent ou empêchent l'évolution spermatogène ou déterminent l'évolution en grandes cellules germinatives. Les expériences que j'ai entreprises pour déterminer ces conditions sont loin d'être achevées. Cette question mérite d'être reprise sur le terrain des cultures et sur d'autres aussi.

J'ai déjà noté (**1914-1916**) l'importance des phénomènes de phagocytose dans les cultures, la faculté de phagocytose des cellules des origines

les plus diverses et ce phénomène curieux : que les cellules qui se trouvent en culture dans de bonnes conditions attaquent et phagocytent celles qui sont en condition médiocre. Nulle part cela n'est plus net qu'ici. La lutte engagée entre les spermatogonies et les éléments de la spermatogénèse se traduit au début par un phénomène des plus caractéristiques : l'*agglutination suivie de phagocytose.* Dans les conditions de ces expériences les deux catégories d'éléments se conduisent comme des organismes étrangers l'un à l'autre. L'agglutination est la première phase de la lutte, la phagocytose la suit. Pendant l'agglutination on observe la séparation nette des éléments agglutineurs et des agglutinés. Ce n'est que quand ces derniers sont à l'état de demi-cadavres que la phagocytose commence. Tout cela est conforme aux données de la pathologie générale, mais ici nous nous rendons compte que ces actions ne sont pas d'origine somatique mais *d'ordre local*, ce qui est important. Le phénomène général bien connu d'agglutination est la somme algébrique de phénomènes élémentaires comme celui-ci. On voit d'ailleurs très bien ici que les cellules les plus fortes attaquent les autres à distance par des substances émises en dehors d'elles (Dégénérescence et agglutination de cellules isolées près du grain de semence).

Les phénomènes observés ici ne sont pas sans analogie dans l'organisme. La lutte entre les cellules pariétales, notamment les éléments sertoliens et les cellules séminales, s'y traduit fréquemment par la phagocytose de ces derniers (V. **1913**). L'agglutination des spermatocytes s'observe souvent lors de la prespermatogénèse (Batraciens), de poussées de spermatogénèse peu intenses et sans doute en mauvaises conditions (tortue, chat). Elle est alors suivie de dégénérescence. Il n'en est sans doute pas toujours ainsi et il est probable que le phénomène se manifeste souvent à un moindre degré étant donnée l'instabilité de l'équilibre entre les diverses catégories d'éléments du tube séminifère, et on a le droit de penser que les cellules géantes, si souvent observées dans certains testicules, ne sont que le résultat d'une agglutination non suivie de dégénérescence et permettant la continuation de l'évolution. Cette explication des monstres doubles de la spermatogénèse différente de celles données jusqu'ici (Hofer **1909**, Broman **1900**) me paraît assez satisfaisante. Il est probable qu'une telle explication s'appliquerait aux diverses cellules géantes observées *in vivo* et *in vitro* (R.-A. Lambert **1912**).

Un autre fait curieux est celui de la capacité qu'ont les cellules germinatives *d'exercer une fonction épithéliale.* Les faits de cicatrisation les

caractérisent comme telles, *permettant de donner au mot épithélial un sens physiologique précis qu'il n'avait pas jusqu'ici.* Remarquons que cette fonction de recouvrement et de cicatrisation paraît incompatible avec la fonction spermatogène ; cela nous montre combien peut agir une excitation fonctionnelle locale qui nous paraît à première vue minime.

Dans la zone d'envahissement, ici comme ailleurs, la distinction entre épithélium et conjontif s'efface et les formes qu'y prennent les cellules : endothélium (à la surface du plasma), boyaux d'envahissement, réseaux cellulaires, dépend de conditions locales insaisissables et non de l'origine des éléments (fig. XXXIII).

Remarquons enfin ce fait que la *phagocytose s'accompagne d'élaboration abondante d'une graisse phosphorée* [1] qui paraît bien représenter le matériel tiré des nucléines. Cette mise en réserve de substances venant de dégénérats nucléaires et propres sans doute à refaire des noyaux explique la multiplication de cellules isolées dans des milieux qui ne peuvent pas être nutritifs (eau salée Locke) (HARRISSON **191?**, LÉWIS **1911** et **1916**). Ces cellules utilisent probablement pendant un certain temps pour leur multiplication les éléments tirés des cadavres de leurs voisines qu'elles ont phagocytés.

Ce phénomène, plus net ici qu'ailleurs, à cause du grand nombre des noyaux, se voit aussi dans bien d'autres cultures. Il existe certainement aussi *in vivo.* On l'observe lors de la phagocytose des spermatozoïdes par les cellules du cyste chez les tritons (**1913**). On observe d'ailleurs quelquefois le phénomène inverse lors de la poussée de spermatogénèse [2].

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1892. P. BOUIN. (*Archives d'Anatomie microscopique.*)

1892. BRANCA. Recherches sur le testicule des Lémuriens en captivité. (*Journal de l'anatomie*). Histologie du testicule ectopique (*Ibid.*).

1900. BROMAN. I. Sur Histogenese der Riesenspermien des *Bombinator igneus.*

1913. CHAMPY (Ch.). Recherches sur la spermatogénèse des Batraciens. (*Arch. de zool. exp.*)

1914-1916. Notes de biologie cellulaire, etc. (*Archives de zool. expér.*)

1. Je n'ai pas figuré le phénomène ici car il nécessiterait, pour être clair, un dessin en couleurs.

2. J'ai montré (1913) que chez la grenouille verte, au moment de la spermatogénèse, les graisses testiculaires précédemment phosphorées devenaient des graisses neutres en même temps qu'elles diminuaient de quantité D'une façon générale, les phénomènes d'échanges locaux et d'actions locales si évidents dans les cultures trouvent constamment un symétrique exact dans l'organisme vivant, ce qui montre bien qu'ils y jouent un rôle d'une importance extrême.

1917. Goldschmidt (R.). Versuche zur Spermatogenese *in vitro*. (*Archiv. fur zellforschung* (*T. XIV*).

1912. Harrisson (R.-G.). The cultivation of tissues in extraneous media as a method of morphogenetic study. (*Anat. record.*, *T. VI-*.

1909. Hœfer. Beitrag zur Histologie der Menschlichen Spermien und zur Lehre von der Entstehung menschlicher Doppelmiszbildungen. (*Archv. für mikr. Anat.*, *T. LXXIV.*)

1912. Lambert (R.-A.) The production of foreing body giant cells *in vitro* (*Journal of experim. medizin*, *T. XV.*)

1911. Lewis (R.-M. et W.-A.). The growth of embryonic chick tissue in artificial media. (*John Hokpins hosp. bull.*)

1916. Lewis (M.-R.) Sea water as as medium for tissue cultures. (*Anat. record.*)

1916. Lewis (M.-R. et W.-B.) Roberston. The mitochondria and other structures observed by the tissue culture method in the male germs cells of Chortippis curtipennis. (*Biol. bull.*, *T. XXX.*)

1901. Regaud. Quelques données sur la vitesse et la continuité du mouvement spermatogénétique chez les Mammifères. (*C. R. assoc. anat. Paris.*)

1901. Regaud. Phagocytose dans l'épithélium séminal de spermatozoïdes d'apparence normale. (*Bibliographie antat. T. IX.*)

1910. Regaud. Etude sur la spermatogénèse des Mammifères. (*Archives d'anat. microsc.*, *T. XI.*)

1911 *a*. Regaud. Sur les cellules oviformes de l'épithélium séminal du chat et du chien. (*C. R. assoc. anat.*, *T. XVI.*)

1911 *b*. Regaud. Quelques données sur la vitesse et la continuité du mouvement spermatogénétique chez les Mammifères. (*C. R. assoc. anat. Paris.*)

ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE
Tome 60, p. 501 à 521.
26 Février 1921.

L'INFLUENCE DE QUELQUES FACTEURS SUR L'ACCROISSEMENT DES GASTÉROPODES D'EAU DOUCE

PAR

A. POPOVICI-BAZNOSANU
Professeur à la Faculté des Sciences de Bucarest.

I. INTRODUCTION

Les biologistes avaient observé depuis longtemps que les espèces aquatiques montrent des variations de dimensions considérables.

Pour découvrir les causes de ces variations chez les Mollusques pulmonés d'eau douce, Carl SEMPER[1] a expérimenté avec *Lymnaeus stagnalis.*

En une série de cultures, il a étudié le développement à partir de l'œuf jusqu'à l'adulte et, au mois d'août 1872, il a communiqué les résultats de ses expériences à l'Association britannique de Brigthon. L'année suivante, il a fait paraître son mémoire détaillé dont voici les conclusions :

1. — Abstraction faite d'autres facteurs (nourriture, aération, température) l'accroissement dépend d'une matière inconnue qui se trouve dans l'eau et dont la présence influence beaucoup l'action des autres facteurs.

2. — L'accroissement est proportionnel au volume d'eau ; le maximum de volume d'eau nécessaire au développement de chaque individu paraît être de 2 à 4 litres.

3. — Jusqu'à la troisième semaine l'accroissement est lent, ensuite de la 7e à la 8e semaine l'accroissement s'accélère pour se ralentir ensuite.

1. Carl SEMPER. Ueber die Wachstums-Bedingungen des *Lymnaeus stagnalis* (*Arbeiten aus zool-zootomischen Institut in Würzburg,* III Heft 1873).

Dans une publication ultérieure (1880), SEMPER[1] insiste davantage sur l'influence du volume d'eau sur l'accroissement du *Lymnaeus stagnalis* :

1. — Lorsque chaque individu dispose d'un volume d'eau de 100 à 500 cmc. l'accroissement est rapide, il se ralentit si le volume d'eau augmente, et il cesse quand ce volume est de 5.000 cmc., cela prouve que toute augmentation de volume d'eau au delà de 5 litres n'a aucune influence sur l'accroissement. Le volume d'eau optimum serait donc pour chaque individu de 4 à 5 litres.

2. — Dans les volumes d'eau de 1.000 à 2.000 cmc. par individu, l'accroissement dans les premiers 21 jours atteint 5 mm. ; dans les 21 jours suivants l'accroissement augmente encore de 10,2 mm. ; entre 42 et 60 jours on constate une nouvelle augmentation de 6 mm. ; enfin dans les 28 jours suivants on observe une nouvelle augmentation de 1,6 mm. seulement.

3. — Toute Lymnée, qui dans la première année se développe dans de mauvaises conditions et n'a pas atteint au moins 20 mm. de longueur de coquille, produit une race naine si les conditions qui ont empêché son accroissement se répètent les années suivantes.

4. — Dans l'eau il existe une substance stimulante qui est absorbée par la peau de l'animal et cette absorption ne se fait suffisamment que lorsque le volume d'eau est assez grand.

VARIGNY (1894) reprend[2] la question de l'accroissement du *Lymnaea stagnalis* et en éliminant les facteurs nourriture, aération, température, arrive aux conclusions suivantes :

1. — Les dimensions des Lymnées varient avec les volumes d'eau. Plus le volume est grand, et plus l'accroissement s'accentue, mais jusqu'à une certaine limite seulement.

2. — Les dimensions des Lymnées s'accroissent proportionnellement à la surface de l'eau et ce phénomène se produit même si l'on augmente la surface en diminuant le volume.

3. — Lorsque le nombre des individus augmente, leurs dimensions se réduisent.

4. — Si l'on élève deux individus de Lymnée dans deux vases de volume inégal qui communiquent entre eux, l'exemplaire vivant dans le volume d'eau le plus petit se développe le moins.

1. Carl SEMPER. *Die natürlichen Existenzbedingungen der Tiere* (1888).

2. Henri de VARIGNY. Recherches sur le nanisme expérimental, contribution à l'étude de l'influence du milieu sur les organismes. (*Journal d'Anatomie et Physiologie*, 30e *année* 1894).

Dans l'interprétation des faits, VARIGNY rejette l'hypothèse de SEMPER sur l'existence d'une substance chimique stimulante qui se trouverait dans l'eau ; il conclut que le nanisme des Lymnées qui se développent dans une quantité d'eau plus petite ou dans des vases de dimensions plus réduites, est dû à l'absence d'exercice et de mouvement.

LEGENDRE (**1907**)[1] dans une communication, à l'A. F. A. S., expose les résultats de ses expériences comparatives sur *Lymnaeus stagnalis* et *Planorbis corneus* élevés dans l'eau stagnante et l'eau renouvelée et conclut : « Dans toutes ces expériences l'accroissement de la taille est plus grand dans l'eau renouvelée que dans l'eau stagnante. »

Dans d'autres expériences[2] sur *Lymnaeus auricularis*, LEGENDRE (**1908**), en renouvelant l'eau tous les deux jours afin d'éviter l'accumulation des excréta, et en faisant varier les facteurs volume d'eau, surface et nombre d'individus soumis à l'expérience, obtient, après 51 jours d'expérience, la même dimension de coquille quelque soit le volume de l'eau, les dimensions de la surface, le nombre des individus. D'après LEGENDRE, l'accroissement des Lymnées et Planorbes serait dû non à l'influence d'une substance chimique hypothétique (SEMPER), ni aux mouvements et aux exercices que pouvait faire l'animal (VARIGNY), mais à l'influence d'un complexe de substances, les excréta, et surtout aux excréta liquides ou solubles qui ralentissent la croissance.

II. Expériences et méthodes.

Dès le printemps de l'année 1912, j'ai commencé une série d'expériences sur *Planorbis corneus* et *Lymnaea stagnalis* pour voir si l'accroissement des Gastéropodes d'eau douce n'est pas dû à d'autres facteurs que ceux précédemment énumérés. J'exposerai d'abord le résultat des expériences et je passerai ensuite à leur interprétation.

Dans toutes les expériences, j'ai employé des œufs provenant d'animaux récoltés dans les environs de Bucarest et qui ont pondu dans les vases de culture du laboratoire de Morphologie. Peu de temps après l'éclosion, les jeunes Mollusques étaient placés dans des conditions identiques (eau de robinet non renouvelée pendant la durée de l'expérience, vases en verre recouverts de plaques en verre, même éclairage). J'ai em-

1. LEGENDRE R. Sur un facteur important du nanisme expérimental : les excrétas. (*C. R. Association Française pour l'avancement des Sciences. Congrès de Reims* 1907.)

2. LEGENDRE R. Recherches sur le nanisme expérimental. Influence des excréta. (*Archives Zool. expérimentale* 1908, Série IV, tome VIII. Notes et Revue.)

ployé des vases de culture de différentes formes et dimensions : n° 1, vases cylindriques de 19,5 cm. haut et 8,6 cm. diamètre intérieur ; n° 2, vases cylindriques de 22 cm. haut et 13,4 cm. diam. intérieur ; n° 3, vases cylindriques de 29,5 cm. haut. et 17 cm. diamètre intérieur ; n° 4, des tubes cylindriques ouverts aux deux extrémités ayant 32,5 cm. de haut. et 5,7 cm. diamètre intérieur ; n° 5, vases bicylindriques (fig. 1) dont la partie inférieure a 16 cm. de hauteur et 12 cm. diam. intérieur et la partie supérieure 8 cm. de haut. et 9 cm. diam. intérieur : n° 6, vases bicylindriques dont la partie basilaire a 19 cm. de hauteur et 13 cm. diam. intérieur et la partie supérieure 8 cm. de haut. et 9 cm. diamètre intérieur ; n° 7, des aquariums rectangulaires de 20 cm. de longueur, 15 cm. largeur et 18 cm. hauteur ; n° 8, des aquariums rectangulaires de 24 cm. de longueur, 17 cm. de largeur et 21 cm. hauteur ; n° 9, des aquariums rectangulaires de 16 cm. de longueur, 9 cm. largeur et 20 cm. hauteur.

Fig. 1. Vase bicylindrique.

Dans les tableaux des pages 505, 506 la même lettre indique que les cultures font partie de la même ponte, o : signifie vase cylindrique, ⊙ : signifie vase bicylindrique, □ : signifie aquarium rectangulaire.

Note 1. — Dans les expériences de 1912 eau impure signifie celle dans laquelle les Lymnées âgées ont vécu longtemps en y déposant leur excréments ainsi que les excréta liquides. Les expériences :

A_1 A_2	contiennent	chacune	quelques individus de la même ponte	A
C_1 C_2	—	—	—	C
C'_1 C'_2 etc.	—	—	—	C
A'_1 A'_2 A'_3	—	—	—	A
α	—	—	—	B
γ	—	—	—	C

Note 2. — Dans les expériences de 1913, j'ai procédé de la manière suivante : le 23 avril 1913, j'ai mis un individu âgé de *Lymnaea stagnalis* dans chacun des vases marqués A, B, C. etc., et qui étaient remplis d'eau et d'*Elodea*. Les Lymnées ont toutes pondu. Le 14 mai 1913, j'ai retiré les Lymnées âgées des vases A à I, mais j'ai laissé en place les Lymnées âgées des vases J, K, L, M, Q. Les Lymnées âgées de ces derniers vases ont rejeté de grandes quantités d'excréments, plus tard elles ont péri et leurs corps décomposés ont forcé les jeunes Lymnées écloses à se développer

EXPÉRIENCES FAITES PENDANT L'ANNÉE 1912

L'EXPÉRIENCE	DURÉE DE L'EXPÉRIENCE		SURFACE du vase en cmq	VOLUME d'eau en cmc	OBSERVATIONS	DIAMÈTRE de la coquille en millimètres
	DATE	JOURS				
			I. *Planorbis corneus*			
E_1	12 mai 1912	121	○ 58	500	Eau de source avec Elodea.	5 mm.
E_2	10 sept. 1912 »	»	⊙ 113	500	»	4 mm.
F_1	»	»	⊙ 113	500	»	4 mm.
F_2	»	»	⊙ 113	1.000	»	6 mm.
H_1	»	»	▭ 275	1.500	»	6 mm.
H_2	»	»	⊙ 113	1.500	»	5 mm.
I_1	»	»	▭ 275	1.500	»	4 mm.
I_2	»	»	⊙ 113	1.500	»	5 mm.
			II. *Lymnaea stagnalis*			LONGUEUR de la coquille du plus grand individu de l'expérience.
A_1	8 mai 1912	55	○ 58	500	Eau de source avec Elodea.	6 mm. »
A_2	2 juillet 1912 »	»	○ 58	500	»	11 mm. »
B_1	»	»	○ 58	500	»	6 mm. »
B_2	»	»	⊙ 113	500	»	6 mm. »
C_1	14 mai 1912	49	⊙ 113	1.000	»	4 mm. »
C_2	2 juillet 1912 »	»	⊙ 113	1.000	»	3 mm. »
D_1	»	»	⊙ 113	500	»	5 mm. »
D_2	»	»	⊙ 113	750	»	7 mm. »
D_3	»	»	⊙ 113	1.000	»	7 mm. »
D_4	»	»	⊙ 123	1.500	»	6 mm. »
C'_1	29 mai 1912	106	⊙ 113	1.000	Eau pure avec Elodea.	11 mm.
C'_2	12 sept. 1912 »	»	▭ 275	1.000		9 mm. »
C'_3	»	»	▭ 275	2.000	»	10 mm. »
C'_4	»	»	▭ 275	3.000	»	11 mm. »
A'_1	7 juin 1912	97	⊙ 113	1.350	Eau imp. avec Elodea.	25 mm. »
A'_2	12 sept. 1912 »	»	⊙ 113	1.350	Eau pure avec Elodea.	10 mm. »
A'_3	»	»	⊙ 113	1.350	Eau imp. avec Elodea.	17 mm. »
α	8 mai 1912 12 sept. 1912	127	⊙ 113	1.200	Eau impure.	18 mm. »
γ	»	»	⊙ 113	1.200	Eau impure.	18 mm. »
C'_5	29 mai 1912	106	⊙ 113	1.300	Eau pure avec Elodea.	12 mm. »
C'_6	12 sept. 1912 »	»	⊙ 113	1.300	Eau impure.	15 mm. »

EXPÉRIENCES FAITES PENDANT L'ANNÉE 1913
sur Lymnaea stagnalis

L'EXPÉRIENCE	DURÉE DE L'EXPÉRIENCE		SURFACE du vase en cmq	VOLUME d'eau en cmc	OBSERVATIONS	LONGUEUR de la coquille du plus grand individu de l'expérience
	DATE	JOURS				
A_1	19 juin 1913 9 mars 1918	263	⊙ 113	1.300	Beaucoup d'individus dans l'eau impure avec Elodea.	13 mm.
A_2	»	»	⊙ 113	1.300	5 individus (les plus grands de la ponte A) dans de l'eau pure avec Elodea.	15 mm.
B_1	»	»	⊙ 113	1.300	Beaucoup d'individus dans l'eau impure avec Elodea.	15 mm.
B_2	»		⊙ 113	1.300	5 individus (les plus grands de la ponte B) dans de l'eau pure avec Elodea.	14 mm.
C_1	»	»	⊙ 113	1.300	Beaucoup d'individus dans l'eau impure avec Elodea.	10 mm.
C_2	»	»	⊙ 113	1.300	5 individus (les plus grands de la ponte C) dans de l'eau pure avec Elodea.	13 mm.
D^1	»	»	⊙ 113	1.300	Beaucoup d'individus dans l'eau impure avec Elodea.	17 mm.
D_2	»	»	⊙ 113	1.300	5 individus (les plus grands de la ponte D) dans de l'eau pure avec Elodea.	16 mm.
A	avril 1913 9 mars 1914		⊙ 113	1.300	10 individus dans de l'eau pure avec Elodea.	18 mm.
B	»		»	»	»	13 1/2 mm.
C	»		»	»	»	18 mm.
D	»		»	»	»	13 mm.
E	»		»	»	»	14 mm.
F	»		»	»	»	18 mm.
G	»		»	»	10 individus dans de l'eau pure avec Elodea.	12 mm.
H	»		»	»	»	11 mm.
I	»		»	»	»	17 mm.
J					10 individus dans de l'eau impure.	18 mm.
K	»		»	»	»	18 mm.
L	»		»	»	»	22 mm.
M	»		»	»	»	20 mm.
Q	»		»	»	»	18 mm.

dans une eau encore plus impure. Dans chacun des vases de culture je n'ai laissé que 10 des jeunes Lymnées sorties de la même ponte et autant que possible ayant les mêmes dimensions. A la fin de l'expérience, dans les vases A-I, les plus petites Lymnées avaient de 3 à 6 mm. de longueur, tandis que dans les vases J, K, L, M, Q, les plus petites Lymnées avaient de 7 à 9 mm. de longueur.

Nous avons continué nos cultures avec les mêmes vases (A à Q) la seconde année, ne laissant dans chaque vase que trois individus choisis parmi les plus petits. Après 250 jours d'expérience (9 mars 1914 à 14 novembre 1914), nous avons trouvé :

Dans le vase	A	la plus grande	Lymnée avait	15 mm.	de longueur
—	B	—	—	16 mm.	—
—	C	—	—	13 mm.	—
—	D	—	—	12 mm.	—
—	E	—	—	23 mm.	—
—	F	—	—	17 mm.	—
—	G	—	—	17 mm.	—
—	H	—	—	15 mm.	—
—	I	—	—	10 mm.	—
—	J	—	—	24 mm.	—
—	K	—	—	18 mm.	—
—	L	—	—	14 mm.	—
—	M	—	—	13 mm.	—
—	Q	—	—	21 mm.	—

Expériences faites pendant l'année 1914.

Au mois de mai 1914, nous avons obtenu plusieurs pontes de *Lymnaea stagnalis* et dans les cultures dont la description va suivre nous avons expérimenté sur des individus provenant de la même ponte et ayant les mêmes dimensions.

Première série. — Dans un vase cylindrique n° 2 (fig. 2) couvert d'un réseau métallique dans lequel nous avons pratiqué un trou circulaire, nous avons introduit un tube en verre n° 4. Nous avons fermé l'ouverture inférieure du tube avec de la mousseline, nous avons bouché avec du coton

l'ouverture supérieure pour préserver les cultures contre les poussières. Nous avons couvert également d'une couche de coton le réseau métallique du vase B. Dans le vase B nous avons introduit 1.640 cmc. d'eau de source ; la surface d'eau est de 116 cmq. Dans le tube A se trouvent 260 cmc. d'eau avec une surface de 25 cmq. L'eau des deux vases communique à travers le voile de mousseline. Dans les deux vases nous avons mis des touffes d'*Elodea*. La durée de l'expérience fut d'une année (14 mai 1914 — 14 mai 1915).

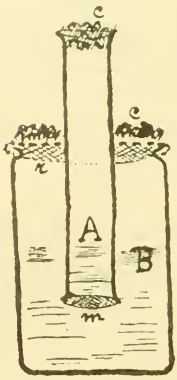


FIG. 2. Vase cylindrique (*B*) et tube (*A*) ; *c*, coton ; *r*, réseau métallique ; *m*, mousseline.

Expérience 1. — Dans chaque vase A et B, nous introduisons 5 petites Lymnées provenant de la ponte « Teta ». Après une année d'expérience, la plus grande Lymnée du tube A mesure 16 mm. de longueur, tandis que la plus grande Lymnée du vase B mesure 23 mm. de longueur.

Expérience 2. — Même disposition que dans l'expérience précédente. Après une année d'expérience, la plus grande Lymnée du tube A mesure 19 mm. de longueur ; la plus grande Lymnée du vase B mesure 19 mm. de longueur.

Expérience 3. — Dans chaque vase A et B, nous introduisons 5 petites Lymnées provenant de la ponte « Oméga ». Après une année d'expérience, la plus grande Lymnée du tube A mesure 10 mm. de longueur, tandis que la plus grande Lymnée du vase B mesure 17 mm. de longueur.

FIG. 3. Influence des excréta (1912 ; *a*, eau pure avec *Elodea* (A'_2) ; *b*, eau impure avec *Elodea* (A'_1) ; *c*, eau impure avec *Elodea* (A'_3).

Expérience 4. — Dans chaque vase A et B, nous introduisons 5 petites Lymnées provenant de la ponte « Kapa ». Après une année d'expérience, la plus grande Lymnée du tube A mesure 7 mm. de longueur, tandis que la plus grande Lymnée du vase B mesure 23 mm. de longueur.

DEUXIÈME SÉRIE. — Même dispositif que dans la série précédente, seulement le vase B contient 4.510 cmc. d'eau et la surface d'eau est de 208 cmq. ; le tube A contient 390 cmc. d'eau et une surface de 25 cmq. La durée de l'expérience est de 140 jours (14 juin 1914-31 octobre 1914).

Expérience 5. — Dans chaque vase A et B, nous introduisons 5 petites Lymnées de la ponte « Teta ». Après 190 jours d'expérience la plus grande Lymnée du tube A mesure 10 mm. de longueur, tandis que la plus grande Lymnée du vase B mesure 18 mm. de longueur.

Expérience 6. — Même disposition que dans l'expérience précédente. Après 140 jours la plus grande Lymnée du tube A mesure 11 mm. de longueur, la plus grande Lymnée du vase B mesure 17 mm. de longueur.

Troisième série. — Dans un vase bicylindrique n° 5 nous mettons 1.400 cmc. d'eau qui présente une surface de 113 cmq. Une couche d'algues vertes couvre les parois du vase. Le 14 juin 1914, nous introduisons dans ce vase 5 petites Lymnées provenant de la même ponte « Ita ». Le 12 juillet 1914, nous retirons ces Lymnées et nous les plaçons dans un aquarium rectangulaire n° 7 contenant 2.500 cmc. d'eau dont la surface est de 275 cmq. Une couche d'algues identique couvre les parois de l'aquarium. La durée de l'expérience est de 143 jours (14 juin 1914-4 novembre 1914).

Expérience 7. — Après 143 jours d'expérience la plus grande Lymnée mesure 23 mm. de longueur.

Expérience 8. — Après 143 jours la plus grande Lymnée mesure 26 mm. de longueur (fig. 5).

Expérience 9. — Après 143 jours la plus grande Lymnée mesure 22 mm. de longueur.

Quatrième série. — Même dispositif que dans la série précédente, seulement dans le vase bicylindrique et l'aquarium ne se trouve que de l'eau avec *Elodea* sans la couche d'algues sur les parois.

Expérience 10. — Après 143 jours d'expérience les 5 Lymnées mesurent respectivement 7,5 mm., 8 mm., 8 mm., 8 mm., 12,5 mm. de longueur.

Cinquième série. — Dans un vase bicylindrique n° 6 nous mettons 1.900 cmc. d'eau qui présentent une surface de 133 cmq. Le 14 juin 1914 nous introduisons dans ce vase 10 petites Lymnées provenant de la même ponte « Delta ». La durée de l'expérience est de 143 jours (14 juin 1914-4 novembre 1914).

Fig. 4. Influence des excréta et des substances en putréfaction 1913 ; *a*, eau pure avec *Elodea* (D_2) ; *b*, eau impure avec *Elodea* (D_1).

Expérience 11. — Une couche d'algues couvre les parois du vase. Pas d'*Elodea*. Après 143 jours la plus grande Lymnée mesure 16 mm. de longueur.

Expérience 12. — Le vase contient de l'eau avec *Elodea*, mais sans couche d'algues. Après 143 jours la plus grande Lymnée mesure 9,5 mm. de longueur.

Expérience 13. — Le vase contient de l'eau avec *Elodea*, sans couche d'algues. On introduit dans l'eau une quantité d'excréments provenant des Lymnées âgées. Après 143 jours la plus grande Lymnée mesure 14 mm. de longueur.

Expérience 14. — Le vase contient de l'eau impure (dans laquelle ont vécu pendant une année des Lymnées âgées) avec *Elodea* et sans couche d'algues. Après 143 jours la plus grande Lymnée mesure 10 mm. de longueur.

Sixième série. — Dans des aquariums rectangulaires n° 7 nous introduisons 2.300 cmc. d'eau ayant une surface de 275 cmq. Quelques touffes d'*Elodea* s'y trouvent également. La durée de l'expérience est de 144 jours (13 juin 1914-4 novembre 1914).

Expérience 15. — L'aquarium contient de l'eau de source avec *Elodea* et 6 petites Lymnées provenant de la même ponte « Gamma ». Après 144 jours la plus grande Lymnée mesure 17 mm. de longueur.

Expérience 16. — L'aquarium contient de l'eau de source avec *Elodea* et 24 petites Lymnées provenant de la même ponte « Gamma ». Après 144 jours la plus grande Lymnée mesure 13 mm. de longueur.

Septième série. — Dans un vase bicylindrique n° 5 nous mettons 1.400 cmc. d'eau qui présente une surface de 113 cmq. Quelques touffes d'*Elodea* s'y trouvent également. La durée de l'expérience 113 jours (14 juillet 1914-4 novembre 1914).

Expérience 17. — Une petite Lymnée de la ponte « Ita ». Après 113 jours de l'expérience elle mesure 16 mm. de longueur.

Fig. 5. Influence de la microflore 1914 ; *a*, eau avec *Elodea* (Exp. 10) ; *b*, eau avec microflore (Exp. 8).

Expérience 18. — Deux petites Lymnées de la ponte « Ita ». Après 113 jours la plus grande mesure 12 mm. de longueur.

Expérience 19. — Quatre petites Lymnées de la ponte « Ita ». Après 113 jours la plus grande mesure 10 mm. de longueur.

Expérience 20. — Cinq petites Lymnées de la ponte « Ita ». Après 113 jours la plus grande mesure 6 mm. de longueur.

Huitième série. — Dans un aqua-

rium rectangulaire nº 7 nous mettons 2.500 cmc. d'eau ayant une surface de 275 cmq. La durée de l'expérience est de 146 jours (14 juin 1914,-7 novembre 1914).

Expérience 21. — L'aquarium contient de l'eau de source avec *Elodea* et 10 petites Lymnées provenant de la même ponte « Epsilon ». Après 146 jours la plus grande Lymnée mesure 14 mm. de longueur.

Expérience 22. — L'aquarium contient de l'eau de source avec *Elodea* et 15 petites Lymnées provenant de la même ponte « Epsilon ». Après 146 jours la plus grande Lymnée mesure 15 mm. de longueur.

Expérience 23. — L'aquarium contient de l'eau impure (dans laquelle ont vécu pendant une année des Lymnées âgées) et 5 petites Lymnées provenant de la même ponte « Epsilon ». Après 146 jours la plus grande Lymnée mesure 16 mm. de longueur.

Expériences faites pendant l'année 1915.

Première expérience. — Dans les nombreuses cultures faites avec *Lymnaea stagnalis* pendant l'année 1914 dans des vases contenant de l'eau avec *Elodea*, nous choisissons un individu qui depuis quelques mois ne montrait aucun accroissement dans sa coquille de 25 mm. et le 7 mai 1915 nous le plaçons avec de l'eau pure dans un vase cylindrique nº 2, dont les parois sont couverts d'une couche d'algues. Après 72 jours (le 18 juillet 1915) la coquille mesurait 33 mm. de longueur.

Deuxième expérience. — Comme dans l'expérience précédente, je choisis une Lymnée longue de 24 mm. et le 7 mai 1915 je l'introduis avec de l'eau pure dans un aquarium rectangulaire nº 7 dont les parois sont couverts d'une couche d'algues. Après 72 jours la coquille mesurait 31 mm. de longueur.

Troisième expérience. — Nous choisissons trois Lymnées des cultures faites pendant l'année 1914, et qui depuis quelques mois ne montraient aucun accroissement de la coquille, de 15 mm., 10 mm. et 6 mm. Le 1er juin 1915, nous plaçons ces trois Lymnées dans un aquarium rectangulaire nº 7 dont les parois sont couverts d'une couche d'Algues et qui est remplie avec l'eau croupie dans laquelle les Lymnées avaient vécu pendant l'année précédente. Après 47 jours d'expérience (le 18 juillet 1915), les Lymnées avaient respectivement 17 mm., 12 mm., et 11 mm., de longueur.

Quatrième expérience. — De la même ponte « Alfa » de mai 1915, nous choisissons deux petites Lymnées, ayant chacune 8 mm. de longueur, et

le 19 juin 1915, nous introduisons la première Lymnée dans un vase cylindrique n° 2 contenant 2.200 cmc. d'eau et la seconde Lymnée dans le tube cylindrique n° 4 contenant 400 cmc. d'eau (dispositif fig. 2). Sur les parois des deux vases se trouve une couche abondante d'algues. Le 14 septembre 1915, après 86 jours d'expérience, la Lymnée du vase B mesure 15 mm. de longueur et celle du tube A également 15 mm.

FIG. 6. Influence de la microflore 1915 (Exp. 4) : *a*, 2.200 cmc. d'eau et microflore *b*, 400 cmc. d'eau et microflore.

Cinquième expérience. — De la même ponte « Alfa » de mai 1915, nous choisissons six individus de Lymnées mesurant chacun 3 mm. de longueur. Le 6 juin 1915, nous plaçons trois de ces Lymnées dans un vase bicylindrique n° 5 contenant 1.500 cmc. d'eau et une couche abondante d'algues, et les trois autres Lymnées nous les plaçons dans un vase cylindrique n° 3 contenant 5.500 cmc. d'eau et une couche peu abondante d'algues. Le 18 juillet 1915, après 42 jours d'expérience, dans le petit volume d'eau les Lymnées mesuraient 22 mm., 22 mm., 24 mm. de longueur, tandis que dans le grand volume d'eau elles mesuraient 17 mm., 17 mm. et 20 mm. de longueur.

Sixième expérience. — De la même ponte « Alfa » de mai 1915, nous choisissons 4 petites Lymnées. Le 17 juin 1915 nous plaçons deux Lymnées dans un aquarium rectangulaire n° 7 avec 1.500 cmc. d'eau et une couche abondante d'algues et les autres deux Lymnées dans un aquarium rectangulaire n° 7 avec 1.000 cmc. d'eau et une couche abondante d'algues. Après un mois d'expérience (le 18 juillet 1915) les deux Lymnées du petit volume d'eau mesuraient 22 mm. et 26 mm. de longueur, et les deux Lymnées du grand volume d'eau mesuraient 26 mm. et 26 mm. de longueur.

Septième expérience. — De la même ponte « Alfa » de mai 1915, nous choisissons 18 individus de Lymnées mesurant chacun 2 mm. de longueur. Le 31 mai 1915 nous plaçons six de ces Lymnées dans un aquarium rectangulaire n° 8 contenant 5.000 cmc. d'eau avec touffes d'*Elodea* et une couche peu abondante d'algues. Un second lot de six Lymnées, nous le plaçons dans un aquarium rectangulaire n° 8 contenant 5.000 cmc. d'eau sans *Elodea* et une couche abondante d'algues. Le dernier lot de six Lymnées, nous le plaçons dans un aquarium rectangulaire n° 7 contenant 2.500 cmc. d'eau avec *Elodea* et une couche abondante d'algues. Le 18 juillet

1915, après 48 jours d'expérience, nous constatons le résultat suivant : les six premières Lymnées mesuraient respectivement 9, 13, 13, 16, 17, 19 mm. de longueur ; les Lymnées du second lot mesuraient respectivement 13, 14, 15, 16, 17, 19 mm. de longueur ; enfin les Lymnées du troisième lot mesuraient respectivement 10, 12, 16, 17, 18, 20 mm. de longueur.

Expériences faites pendant l'année 1919.

Après une interruption de trois années due à la guerre mondiale, j'ai repris mes expériences sur les Gastéropodes d'eau douce, cette fois en faisant varier les facteurs volume d'eau et surface et en maintenant constant le facteur aliment. Les jeunes Lymnées ont été nourries de feuilles de salade (laitue). Dans les vases de culture de la même expérience, j'ai mis un nombre égal de feuilles autant que possible de mêmes dimensions. Je remplaçais par de nouvelles feuilles celles que les animaux consommaient.

FIG. 7. Influence de la nourriture 1919 (Exp. 1) ; *a*, 2.000 cmc. d'eau, 266 cmq. surface, salade ; *b*, 2.000 cmc. d'eau, 157 cmq. surface, salade.

Expérience 1. — Dans la même ponte « Gamma » du mois de mai 1919, nous choisissons six Lymnées mesurant chacune 5 mm. de longueur. Le 6 juin 1919, nous plaçons trois de ces Lymnées dans un aquarium n° 7 contenant 2.000 cmc. d'eau avec des feuilles de salade. Un second lot de trois Lymnées nous le plaçons dans un aquarium plus petit n° 9 contenant également 2.000 cmc. d'eau avec feuilles de salade. Après 46 jours (le 22 juillet 1919) les trois Lymnées de l'aquarium à grande surface mesuraient respectivement 30 mm., 30 mm., 28 mm., de longueur et les trois Lymnées de l'aquarium à petite surface avaient 30 mm., 30 mm., 29 mm. de longueur.

Expérience 2. — Dans la même ponte « Epsilon » du mois de mai 1919, nous choisissons 10 petites Lymnées mesurant chacune 6 mm. de longueur. Le 10 juin 1919, nous plaçons cinq Lymnées dans un aquarium n° 7 contenant 2.000 cmc. d'eau et les autres cinq dans un aquarium plus petit n° 9 contenant 2.000 cmc. d'eau. Après 42 jours d'expérience (le 22 juillet 1919) les cinq Lymnées de l'aquarium à grande surface mesurent respectivement 28, 28, 26, 26, 26 mm. de longueur et les cinq Lymnées

de l'aquarium à petite surface avaient 28, 28, 28, 26, 25 mm. de longueur.

Expérience 3. — Dans la même ponte « Gamma » du mois de mai 1919, nous choisissons 4 petites Lymnées mesurant chacune 6 mm. de longueur. Le 6 juin 1919, nous plaçons deux individus dans un vase bicylindrique n° 6 contenant 1.500 cmc. d'eau et les deux autres individus dans un vase bicylindrique n° 6 contenant 750 cmc. d'eau. Après 46 jours d'expérience (le 22 juillet 1919) les deux Lymnées vivant dans le grand volume d'eau mesuraient 26 mm. et 28 mm. de longueur ; les deux autres Lymnées vivant dans le petit volume d'eau mesuraient 26 mm. et 27 mm. de longueur.

Expérience 4. — Dans la même ponte « Delta » du mois de mai 1919, nous choisissons six petites Lymnées mesurant chacune 5 à 6 mm. de longueur. Le 9 juin 1919, nous plaçons trois individus dans un vase bicylindrique n° 6 contenant 1.500 cmc. d'eau et les autres trois individus dans un vase bicylindrique n° 6 contenant 750 cmc. d'eau. Après 43 jours d'expérience (le 22 juillet 1919) les trois Lymnées vivant dans le grand volume d'eau avaient 29, 28, 25 mm. de longueur et les trois autres Lymnées vivant dans le petit volume d'eau mesuraient 28, 26, 25 mm. de longueur.

FIG. 8. Influence de la nourriture 1919 (Exp. 5); *a*, 3.000 cmc. d'eau, salade ; *b*, 1.500 cmc. d'eau, salade.

Expérience 5. — Dans la même ponte « Delta » du mois de mai 1919, nous avons pris six petites Lymnées mesurant chacune 6 mm. de longueur. Le 9 juin 1919, nous plaçons trois individus dans un aquarium rectangulaire n° 7 contenant 3.000 cmc. d'eau et trois individus dans un aquarium rectangulaire n° 7 contenant 1.500 cmc. d'eau. Après 43 jours d'expérience (le 22 juillet 1919) les Lymnées vivant dans le grand volume d'eau mesuraient 29, 30, 30 mm. de longueur et les Lymnées vivant dans le petit volume d'eau avaient 29, 29, 31 mm. de longueur.

Expérience 6. — Dans la même ponte « Epsilon » du mois de mai 1919, nous choisissons 8 petites Lymnées mesurant chacune 5 à 6 mm. de longueur. Le 11 juin 1919, nous plaçons (fig. 2) quatre individus dans un vase cylindrique n° 2 contenant 1.800 cmc. d'eau et les quatre autres Lymnées nous les plaçons dans un tube cylindrique n° 4 contenant 300

cmc. d'eau. Après 41 jours d'expérience (le 22 juillet 1919) les Lymnées du vase mesuraient 21, 25, 27, 27 mm. de longueur et les Lymnées du tube avaient 23, 23, 25, 25 mm. de longueur.

III. Discussion des résultats obtenus.

Les facteurs qui déterminent la croissance des Gastéropodes d'eau douce sont nombreux. Comme nous l'avons montré dans l'Introduction, quelques-uns de ces facteurs ont fait l'objet des travaux de plusieurs naturalistes. Dans nos recherches nous avons répété, d'une part, les expériences de nos prédécesseurs et, d'autre part, nous avons fait intervenir d'autres facteurs. Voici les résultats obtenus :

1. L'INFLUENCE DU VOLUME D'EAU. — Ce facteur, qui semble efficace dans le phénomène d'accroissement des Gastéropodes, n'a pas la valeur absolue que SEMPER et VARIGNY lui attribuent. Mes expériences sont loin de confirmer toujours les résultats de ces auteurs.

En effet, voici quelques cas où mes résultats concordent avec ceux des auteurs précédemment cités :

Dans	500 cmc.	d'eau un jeune Planorbe atteint	4	mm.	diamètre	(Exp. F_1, 1912)
—	1000 cmc.	— — —	6	mm.	—	(Exp. F_2, 1912)
Dans	500 cmc.	d'eau une jeune Lymnée atteint	5	mm.	longueur	(Exp. D_1, 1912)
—	1000 cmc.	— — —	7	mm.	—	(Exp. D_2, 1912)
Dans	1000 cmc.	d'eau une jeune Lymnée atteint	9	mm.	longueur	(Exp. C'_2, 1912)
—	2000 cmc.	— — —	10	mm.	—	(Exp. C'_3, 1912)
—	3000 cmc.	— — —	11	mm.	—	(Exp. C'_4, 1912)
Dans	260 cmc.	d'eau une jeune Lymnée atteint	16	mm.	longueur	(Exp. 1, 1914)
—	1640 cmc.	— — —	23	mm.	—	(Exp. 1, 1914
Dans	260 cmc.	d'eau une jeune Lymnée atteint	10	mm.	longueur	(Exp. 3, 1914)
—	1640 cmc.	— — —	17	mm.	—	(Exp. 3, 1914)
Dans	260 cmc.	d'eau une jeune Lymnée atteint	7	mm.	longueur	(Exp. 4, 1914)
—	1640 cmc.	— — —	23	mm.	—	(Exp. 4, 1914)
Dans	390 cmc.	d'eau une jeune Lymnée atteint	10	mm.	longueur	(Exp. 5, 1914)
—	4510 cmc.	— — —	18	mm.	—	(Exp. 5, 1914)
Dans	390 cmc.	d'eau une jeune Lymnée atteint	11	mm.	longueur	(Exp. 6, 1914)
—	4510 cmc.	— — —	17	mm.	—	(Exp. 6, 1914)

Mais, dans d'autres cas, mes expériences démontrent le contraire :

Dans	1000 cmc.	d'eau une jeune Lymnée atteint	7	mm.	longueur	(Exp. D_3, 1912)
—	1500 cmc.	— — —	6	mm.	—	(Exp. D_4, 1912)

Dans	260 cmc.	d'eau une jeune	Lymnée atteint	19 mm.	longueur	(Exp. 2, 1914)
—	1640 cmc.	—	—	—	19 mm.	—	(Exp. 2, 1914)
Dans	500 cmc.	d'eau une jeune	Lymnée atteint	6 mm.	longueur	(Exp. A_1, 1912)
—	500 cmc.	—	—	—	11 mm.	—	(Exp. A_2, 1912)
Dans	1500 cmc.	d'eau une jeune	Lymnée atteint	30 mm.	longueur	(Exp. 5, 1919)
—	3000 cmc.	—	—	—	31 mm.	—	(Exp. 5, 1919)

2. L'influence de la surface. — On peut soutenir d'une manière générale que, pour un volume d'eau constant mais à surfaces variables, l'accroissement des jeunes Lymnées et des jeunes Planorbes est proportionnel à la surface. Beaucoup de mes expériences démontrent que cette règle est loin d'être constante. Ainsi :

Avec une surface d'eau de	113 cmq.	un petit Planorbe	atteint	5 mm.	diamètre (Exp. I_2, 1912)
— —	275 cmq.	—	—	4 mm.	diamètre (Exp. I_1, 1912)
Avec une surface d'eau de	58 cmq.	un petit Planorbe	atteint	5 mm.	diamètre (Exp. E_1, 1912)
— —	113 cmq.	—	—	4 mm.	diamètre (Exp. E_2, 1912)
Avec une surface d'eau de	58 cmq.	une petite Lymnée	atteint	6 mm.	longueur (Exp. B_1, 1912)
— —	113 cmq.	—	—	6 mm.	longueur (Exp. B_2, 1912)
Avec une surface d'eau de	113 cmq.	une petite Lymnée	atteint	11 mm.	longueur (Exp. C'_1, 1912)
— —	275 cmq.	—	—	9 mm.	longueur (Exp. C'_2, 1912)
Avec une surface d'eau de	58 cmq.	une petite Lymnée	atteint	6 mm.	longueur (Exp. A_1, 1912)
— —	58 cmq.	—	—	11 mm.	longueur (Exp. A_2, 1912)
Avec une surface d'eau de	113 cmq.	une petite Lymnée	atteint	4 mm.	longueur (Exp. C_1, 1912)
— —	113 cmq.	—	—	3 mm.	longueur (Exp. C_2, 1912)
Avec une surface d'eau de	157 cmq.	une petite Lymnée	atteint	30 mm.	longueur
— —	266 cmq.	—	—	30 mm.	longueur (Exp. 1, 1919)
Avec une surface d'eau de	157 cmq.	une petite Lymnée	atteint	28 mm.	longueur
— —	266 cmq.	—	—	28 mm.	longueur (Exp. 2, 1919)

3. L'influence du nombre des individus. — Il est tout naturel

de trouver un rapport inverse entre l'accroissement et le nombre des individus vivant expérimentalement ensemble dans les mêmes conditions. En effet :

Dans un vase de culture se trouve une seule Lymnée, elle atteint 16 mm. longueur (Exp. 17, 1914)

Dans un vase de culture se trouvent 2 Lymnées, elles atteignent 12 mm. longueur (Exp. 18, 1914)

Dans un vase de culture se trouvent 4 Lymnées, elles atteignent 10 mm. longueur (Exp. 19, 1914)

Dans un vase de culture se trouvent 5 Lymnées, elles atteignent 6 mm. longueur (Exp. 20, 1914)

Aux mêmes résultats conduisent les expériences 15 et 16 de l'année 1914.

Cependant, dans d'autres expériences, nous constatons que le nombre des individus ne semble pas exercer une influence bien décisive sur les phénomènes d'accroissement. Parmi les 10 petites Lymnées vivant ensemble dans le même vase après 146 jours d'expérience, nous trouvons des dimensions très variables, la plus grande atteint 14 mm. de longueur (Exp. 21, 1914), tandis que parmi les 15 petites Lymnées cultivées dans des conditions identiques, la plus grande mesurait 15 mm. de longueur (Exp. 22, 1914).

4. Influence des excreta et des substances organiques en putréfaction. — A la suite des expériences A'_1, A'_2, A'_3 et C'_5, C'_6 de l'année 1912, on voit que les petites Lymnées acquièrent des dimensions plus considérables dans l'eau contenant des impuretés que dans l'eau pure.

Dans les cultures faites pendant l'année 1913 : A_1, A_2, B_1, B_2, C_1, C_2, D_1, C_2, nous avons trouvé des variations considérables en ce qui concerne l'accroissement des jeunes Lymnées. Ainsi, tandis que dans les expériences A_1, A_2, C_1, C_2 l'eau pure paraît favoriser l'accroissement, dans les expériences B_1, B_2, D_1, D_2 c'est au contraire l'eau impure qui semble favoriser cet accroissement.

Les cultures A-I de l'année 1913 nous montrent que les jeunes Lymnées cultivées dans de l'eau pure ont atteint des dimensions variant entre 11 et 18 mm. de longueur. Les cultures J, K, L, M, Q, de la même année, faites dans l'eau impure, nous ont donné des Lymnées dont les dimensions variaient de 18 à 22 mm. de longueur.

Des expériences 12 et 13 de l'année 1914, il résulte que dans l'eau pure

les jeunes Lymnées atteignent 9,5 mm. de longueur, tandis que dans l'eau impure elles mesurent 14 mm. de longueur.

D'après LEGENDRE, cependant, les excreta que les jeunes Mollusques rejettent dans les vases de culture auraient une influence retardatrice sur les phénomènes d'accroissement.

Nous ferons remarquer d'abord que les expériences de cet auteur n'ont pas été faites dans les conditions nécessaires pour que les résultats obtenus soient comparables entre eux. Ainsi, dans sa première expérience, il compare l'accroissement de 51 animaux vivants à la fin de l'expérience dans l'eau stagnante avec l'accroissement de 31 individus vivants dans l'eau renouvelée, et dans une seconde expérience 31 individus vivants dans l'eau stagnante sont comparés avec 12 animaux vivants dans l'eau renouvelée.

D'autre part, LEGENDRE ne prend pas en considération l'inégalité de croissance individuelle des animaux mis en expérience, car, au lieu de considérer chaque individu isolément, il ne donne que la moyenne de croissance de tous les individus soumis à l'expérience.

De mes expériences, il résulte que l'eau stagnante remplie d'excreta n'a aucune influence nuisible sur l'accroissement des Gastéropodes d'eau douce. En effet, les expériences 12 et 14 de l'année 1914 prouvent que dans l'eau pure les 10 jeunes Lymnées de chaque vase atteignent 9,5 mm. de longueur, tandis que celles qui vivaient dans l'eau impure comptaient 10 mm. de longueur.

Voici d'ailleurs une expérience absolument concluante : de nombreuses jeunes Lymnées provenant des pontes « Delta », « Teta », « Kapa » vivaient dans trois vases de cultures identiques comme dimension, volume et surface d'eau, et dans lesquels, par suite du long séjour des animaux, l'eau conte-

PONTE	SURFACE D'EAU en cmq	VOLUME D'EAU en cmc	OBSERVATIONS	LONGUEUR de la coquille du plus grand individu
Delta	113	1.300	Eau impure.	19 mm.
	133	1.900	Eau pure.	9,5 mm.
Teta	113	1.300	Eau impure.	19 mm.
	208	4.510	Eau pure.	18 mm.
Kapa	113	1.300	Eau impure.	15 mm.
	116	1.640	Eau pure.	15 mm.

nait des grandes quantités d'excreta solides et liquides. Nous retirons alors la moitié des individus et nous les plaçons dans des meilleures conditions d'existence : vases plus grands, volume et surface d'eau plus considérables et de l'eau pure. La quantité d'*Elodea* qui servait de nourriture reste la même dans toutes ces expériences. Après 168 jours de culture, nous obtenons les résultats indiqués dans le tableau de la page 518.

5. Influence de la nourriture. — Tous les auteurs qui se sont occupés de cette question ont considéré les plantes phanérogames aquatiques comme la principale nourriture des Gastéropodes d'eau douce. Varigny (1894) dit : « Pour éliminer l'important facteur dont il s'agit, il existe un moyen très simple : il consiste à assurer l'existence d'un excès d'aliments, et c'est celui que j'ai employé, en donnant toujours aux Lymnées en expérience une provision d'herbes plus abondante qu'il n'était nécessaire, et en veillant à ce qu'elle demeurât toujours telle, ce qui est facile. »

Legendre (1908) dit : « En mettant dans ce vase les deux moitiés d'une ponte d'un des Pulmonés étudiés et des quantités égales des mêmes plantes aquatiques, on évite les facteurs nombre et nourriture et l'on a ainsi deux milieux aussi identiques que possible. »

Sans contester le rôle que les plantes supérieures peuvent jouer dans l'alimentation des Gastéropodes, nos expériences nous ont nettement montré que la microflore, composée surtout d'algues, constitue le principal aliment. On sait, en effet, que dans les eaux stagnantes les plantes supérieures, les pierres, les morceaux de bois, etc., sont normalement couverts d'une couche abondante d'algues. Cette couche végétale est continuellement enlevée par la radula des Gastéropodes d'eau douce. En même temps ces animaux utilisent comme nourriture les parties mortes des phanérogames aquatiques. Ce n'est qu'en défaut des aliments précédents qu'elles attaquent les grandes plantes aquatiques vivantes.

Dans les cultures faites au Laboratoire, on observe la même chose : les petites Lymnées, peu de jours après l'éclosion, commencent à ramper sur les parois des vases de culture et à les nettoyer des algues qui s'y déposent. Ensuite ces Mollusques utilisent les morceaux d'*Elodea* mortifiées qui s'accumulent au fond du vase et ce n'est que rarement qu'elles s'attaquent aux parties vivantes de cette plante.

Mes recherches montrent nettement que la microflore exerce une influence considérable sur l'accroissement des jeunes Lymnées. En effet, dans les expérience 11 et 12 de l'année 1914, les jeunes Lymnées cultivées

dans des vases ayant une riche microflore atteignent, après 29 jours, 13 mm. de longueur et, après 143 jours, 16 mm. de longueur, tandis que les animaux des vases sans microflore mesuraient, après 29 jours, 4 mm. de longueur et, après 143 jours, 9,5 mm. de longueur.

Dans les expériences 8 et 10 de l'année 1914, les jeunes Lymnées dans des vases ayant une riche microflore atteignent, après 29 jours, 19 mm. de longueur et après 143 jours, 26 mm. de longueur, tandis que les animaux des vases sans microflore mesuraient, après 29 jours, 6 mm. de longueur, et après 143 jours, 12,5 mm. de longueur.

Les expériences 1, 2 et 3 de l'année 1915 nous montrent la rapidité de croissance des Lymnées vivant dans des vases à riche microflore. Des expériences 4, 5, 6 et 7 de la même année, il résulte que la microflore exerce son action accélératrice dans l'accroissement des Gastéropodes indépendamment du volume et de la surface d'eau, car les animaux les plus développés s'obtiennent dans des vases indistinctement petits ou grands, mais où la microflore est la plus riche.

Tout aussi concluants sont les résultats de nos expériences de l'année 1919 dans lesquelles les feuilles de salade servaient de nourriture aux jeunes Gastéropodes. Ces animaux ont une préférence bien marquée pour cette espèce d'aliment, ce qui accélère leur croissance. Ainsi, sans être influencés par le volume ou la surface d'eau, toutes les autres conditions restant égales, les jeunes Lymnées atteignent des dimensions semblables ou presque semblables.

Conclusions.

1. — Dans toutes les expériences décrites plus haut, je me suis efforcé de réaliser des conditions aussi identiques que possible en ce qui concerne l'eau employée, les vases de culture, la lumière, les aliments, la température, etc. Le seul facteur qui, par sa nature même, ne peut offrir de constance appréciable, c'est l'équation personnelle des animaux provenant de la même ponte, qui doit forcément aboutir à une inégalité de croissance individuelle. En effet, les toutes jeunes Lymnées (fig. 9) mises en expérience peu de jours après leur éclosion, et qui paraissent de même taille, ne tardent pas à montrer, dès le début, des différences appréciables et plus l'expérience dure, plus ces différences s'accentuent. Il en résulte

FIG. 9. Inégalité de croissance chez *Lymnaea stagnalis*. Petites formes résultant de la même ponte « Zita » après 24 jours.

que, sous ce rapport, la comparaison des résultats ne peut fournir des conclusions absolues.

2. — De tous les facteurs qui déterminent le développement des Gastéropodes d'eau douce, la nourriture est celle qui joue le rôle prépondérant. Et parmi tous les aliments, c'est la microflore qui favorise le plus leur accroissement.

3. — Les facteurs volume et surface d'eau n'influencent qu'indirectement l'accroissement ; un plus grand volume d'eau et une surface plus considérable favorisent le développement de la microflore.

4. — Le facteur nombre d'individus mis en expérience est également subordonné au facteur nourriture, car il n'est pas indifférent si la même quantité d'aliments est disputée par un nombre plus grand ou plus petit d'individus.

5. — Le facteur excreta n'a pas l'importance que Legendre lui attribue. Il résulte de mes expériences que l'influence de ces substances n'est pas nocive et que, bien au contraire, dans quelques cultures nous avons constaté que ces matières favorisaient l'accroissement. Il n'y a rien de surprenant dans ce fait, étant donné que les déjections offrent un terrain de culture très favorable pour le développement de la microflore et de la microfaune.

ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE
Tome 60, p. 523 à 555.
1er Février 1922.

BIOSPEOLOGICA

XLIV [1]

ARANEÆ
DES GROTTES DE L'AFRIQUE ORIENTALE

PAR

EUGÈNE SIMON ET LOUIS FAGE
Muséum d'Histoire naturelle, Paris

TABLE DES MATIÈRES

Pages
INTRODUCTION 524
DESCRIPTIONS ET OBSERVATIONS 525
ULOBORIDÆ. — *Uloborus geniculatus* Oliv. 525
DICTYNIDÆ. — *Hœmilla tanganensis*, nov. sp. 526
ERESIDÆ. — *Dresserus elongatus* Tullgr. ? 527
SICARIIDÆ. — *Loxosceles* sp 528
LEPTONETIDÆ. — *Apneumonella oculata* Fage 528
OONOPIDÆ. — *Blanioonops patellaris* nov. gen., nov. sp. (p. 531). — *Oonops* sp. ? (p. 533). — *Kijabe paradoxa* Berland (p. 534). — *Dysderina granulosa*, nov. sp. (p. 534). — *Gamasomorpha Berlandi* nov. sp. p. 535). — *Gamasomorpha Kulczynskii* Berland 536
PALPIMANIDÆ. — *Hybosida scabra*, nov. sp 536
ZODARIIDÆ. — *Cydrella albopilosa*, nov. sp. 538
PHOLCIDÆ. — *Pholcus lucifugus* nov. sp. (p. 539). — *Psilochorus* sp.? (p. 542). — *Spermophora minotaura* Berland 542
THERIDIIDÆ. — *Hexablemma cataphractum* Berland 542
ARGIOPIDÆ. — *Asthenargus inermis*, nov. gen., nov. sp. (p. 544). — *Lepthyphantes perexiguus*, nov. sp. (p. 545). — *Leptyphantes biseriatus*, nov. sp. (p. 547). — *Leptyphantes biseriatus infans*, nov. var. 548
CLUBIONIDÆ. — *Berlandia cavernicola*, nov. sp. (p. 549). — *Ctenus*, sp. ? 551
AGELENIDÆ. — *Malthonica africana*, nov. sp. (p. 551). — *Hahnia Rouleti* de Lessert 553
Liste des grottes habitées par des Araignées 553
INDEX BIBLIOGRAPHIQUE 554

1. Voir pour BIOSPEOLOGICA I à XLIII ces ARCHIVES, tomes VI, VII, VIII et IX de la 4e série, tomes I, II, IV, V, VI, VII, VIII, IX et X de la 5e série et tomes 52, 53, 54, 55, 56, 57, 58, 59 et 60.

INTRODUCTION

Les Aranéides que MM. Alluaud et Jeannel ont capturés dans les grottes de l'Afrique orientale — ou à leur entrée — forment une collection intéressante à plusieurs titres. Sur les 20 espèces rapportées[1], 13 sont nouvelles et 3 d'entre elles ont nécessité la création de genres nouveaux. On peut même ajouter que, sauf 3 espèces : *Uloborus geniculatus* Oliv., *Dresserus elongatus* Tullgren, *Hahnia Rouleti* de Lessert, toutes celles que nous citons étaient inconnues avant la remarquable exploration des deux zoologistes français, et se trouvent décrites, pour la première fois, dans les deux mémoires de L. Berland (**1914-1920**), ou ici même.

C'est dire que nous avons retrouvé, dans le matériel qui nous a été confié, quelques espèces qui se rencontrent normalement à l'extérieur et ne peuvent, en aucune façon, être considérées comme cavernicoles. Il ressort d'ailleurs nettement de la description détaillée, donnée par MM. Alluaud et Jeannel (**1914**), des grottes visitées par eux, que ces dernières n'offrent, pour la plupart, que des conditions d'habitat assez défavorables aux vrais troglobies, et sont surtout peuplées de trogloxènes, qu'attire et retient l'abondance exceptionnelle du guano de Chauves-Souris. Cependant la grotte A de Shimoni, les grottes du Kulumuzi se terminent par des chambres obscures et humides, où se réfugient les espèces les plus franchement lucifuges. Parmi les Aranéides, nous ne pouvons, à vrai dire, en citer qu'une qui révèle par ses caractères une profonde adaptation au milieu des cavernes, c'est le *Blanioonops patellaris*, n. g., n. sp., petit Oonopide aveugle, entièrement décoloré, aux pattes grêles et longues. Dans la même grotte vivent avec lui le *Berlandia cavernicola*, n. sp., le *Pholcus lucifugus*, n. sp., qui sont certainement des espèces lucifuges, mais qui, par leur aspect, diffèrent très peu des formes lucicoles dont elles sont voisines. Quant à l'*Apneumonella oculata* Fage, qui habite également cette grotte C du Kulumuzi, la plus favorable, semble-t-il, aux troglobies, il suffit de le comparer à son proche parent des grottes des Pyrénées, le *Telema tenella* E. S., complètement aveugle et décoloré, aux appendices démesurément allongés, pour juger tout le trajet qui lui reste à parcourir dans la voie des adaptations.

La faune de la grotte de Campbell mérite une mention spéciale. Tandis que les grottes de Shimoni, du Kulumuzi et de Zanzibar s'ouvrent à quel-

1. On en trouvera la liste à la fin de ce mémoire.

ques mètres à peine au-dessus du niveau de la mer, sont creusées dans les calcaires coralliens ou marneux, ont une température de 24°5 et 26° C. et abritent une faune à affinités nettement tropicales, la grotte de Campbell est constituée par une série de crevasses et de failles, formant une sorte de tunnel, qui débouche sur le bord d'une falaise de kényte, à 3.480 mètres d'altitude, au milieu des prairies alpines, à bruyères arborescentes, du Kénya. On ne pouvait espérer rencontrer dans un tel habitat une faune comparable à celle qu'aurait pu fournir une grotte calcaire ; mais les recherches qu'y ont faites MM. Alluaud et Jeannel ont mis au jour une série de formes qui, pour n'être pas strictement cavernicoles, n'en sont pas moins du plus haut intérêt. Ce tunnel, la chambre obscure et humide qui lui fait suite, où la température se maintient à 7°7 C., constituent en effet un piège excellent, facilitant la capture des espèces muscicoles et lucifuges de la région. Aussi y trouve-t-on le *Spermophora minotaura* Berland, des forêts du Kénya, l'*Hahnia Rouleti* de Lessert, de la zone forestière du Mérou, et d'autres espèces, nouvelles, à affinités alpines : l'*Asthenargus inermis*, n. g., n. sp., le *Leptyphantes biseriatus* n. sp. et sa variété *infans* n. v. qui appartiennent au groupe des *Leptyphantes* des hautes montagnes, le *Malthonica africana*, n. sp., dont les deux autres espèces du genre sont seulement connues des montagnes du Portugal, des Pyrénées et de l'Himalaya.

Ces exemples viennent s'ajouter à ceux déjà signalés dans les publications des voyages de MM. Alluaud et Jeannel et de leurs devanciers pour montrer, d'une façon indubitable, l'existence, sous les tropiques, d'une faune d'altitude, comparable à celle des pays tempérés. Ainsi se trouve posé un des problèmes les plus intéressants — et peut-être un des plus délicats à résoudre — parmi ceux que la connaissance de la vie tropicale dresse devant le biologiste.

Descriptions et Observations

Familia ULOBORIDÆ

1. Uloborus geniculatus Oliv.

Grotte de Haitajwa, près Haitajwa-hill, district de Mwéra, île de Zanzibar (24. IV. 12) n° 537 : 1 ♂, 1 ♀.

Cette espèce, qui vit aussi à l'intérieur des habitations, se rencontre dans toutes les régions tropicales du monde.

Familia **DICTYNIDÆ**

2. **Hœmilla tanganensis**, nov. sp.

Type de l'espèce. — Grotte du Kulumuzi ♂ ♀ (Ch. Alluaud, **1909**).

Matériel étudié. — Echantillons types, et en outre :

Grotte A de Shimoni, district de Shimoni, province de Seyidié (Afrique orientale anglaise) (9. XI. 11), n° 532 ;

Grotte B du Kulumuzi, près Kyomoni, district et province de Tanga, (Afrique orientale) (16. IV. 12), n° 535 ;

Grotte de Haitajwa, près Haitajwa-hill, district de Mwéra (île de Zanzibar) (24. IV. 12), n° 537.

Description. —*Longueur* 6 mm. 5. ♀ *Coloration* : fauve rufescent clair, avec la pièce labiale rembrunie, l'abdomen gris testacé, graduellement plus foncé en arrère et confusément bordé. — *Céphalothorax*, ovale, lisse. — *Yeux* antérieurs égaux, également et étroitement séparés, les médians noirs, plus convexes que les latéraux et insérés sur une petite tache noire presque ronde, ces yeux, vus en avant, en ligne à peine procurvée ; yeux postérieurs, vus en dessus, en ligne à peine procurvée, les médians à peine plus petits que les latéraux, ovales et étroits ; les quatre yeux médians occupant une aire environ aussi longue que large et plus étroite en avant qu'en arrière, les antérieurs noirs et ronds, les postérieurs blancs et ovales, un peu plus gros. — *Abdomen* ovale. — *Chélicères* assez étroites et longues, verticales mais un peu divergentes à l'extrémité, légèrement striées en travers. — *Pattes ambulatoires* longues, métatarses et tarses très grêles, armés d'épines espacées et faibles. — *Epigyne* fauve, lisse et glabre, convexe, marqué en arrière, sur la pente, de chaque côté, d'une petite fossette transverse noire, renfermant un très petit tubercule rougeâtre ; ces deux fossettes très largement séparées l'une de l'autre.

♂ : *Métatarses I* (fig. 1, 1) étroits et cylindriques dans la partie basale, armés à l'angle externe d'une apophyse noire aiguë, grêle et arquée en dedans, ensuite brusquement plus étroits et courbes, sauf dans la partie apicale droite, densément et longuement poilus. — *Patte-mâchoire* longue : fémur un peu arqué, armé en dessus d'une seule épine subapicale ; patella épaisse, convexe, plus longue que large ; tibia à peine plus long que la patella, mais beaucoup plus étroit, presque droit et un peu comprimé, saillant en dessus à l'extrémité (fig. I, 3) et orné, au bord apical, d'un faisceau de poils courts, épais, spiniformes et de deux petites apophyses noires :

la supérieure brusquement rétrécie et aiguë à la pointe, l'inférieure obtuse et courte ; tarse médiocre, plus court que tibia + patella, ovale, convexe, garni de longs poils noirs. — *Bulbe* émettant une pointe fine, dirigée horizontalement en arrière, et pourvu en avant d'un conducteur terminé en longue pointe arquée, saillante en dessous.

Fig. I. *Hœmilla tanganensis* nov. sp. ♂ : 1, métatarse I. — 3, extrémité de la patte-mâchoire × 18. — *Hœmilla mirabilis* (L. Koch) ♂ — 2, métatarse I. — 4, extrémité de la patte-mâchoire × 18.

Rapports et différences. — *L'Hœmilla tanganensis*, l'*H. mirabilis* (L. Koch) et l'*H. nebulosa* (Tullgren) sont les seules espèces actuellement connues de ce genre, qui est propre à l'Afrique orientale. L'espèce décrite ci-dessus se distingue de l'*H. mirabilis* par sa taille au moins d'un tiers plus petite, par ses yeux antérieurs égaux et plus gros, par la forme des métatarses antérieurs du ♂ (fig. I, 3), dont l'éperon est beaucoup plus court que la partie basale, par la forme des apophyses du tibia et du bulbe de la patte-mâchoire (fig. I, 4). Elle se distingue enfin de l'*H. nebulosa*, dont la femelle est seule connue, par ses yeux médians postérieurs, qui sont nettement plus petits que les antérieurs.

Familia **ERESIDÆ**

3. **Dresserus elongatus** Tullgren... ?

Grotte C du Kulumuzi, près Kyomoni, district et province de Tanga (Afrique orientale) : (16. IV. 12), n° 536 : 1 ♀ adulte, long 9 mm.

C'est avec quelques doutes que nous rapportons à l'espèce décrite par Tullgren (1910) cet unique individu, auquel correspond cependant assez bien la description de l'auteur. Mais les exemplaires rapportés par

Sjöstedt proviennent du Kilimandjaro et du Méru, et celui que Berland (1914) a eu entre les mains avait été rapporté des monts Taïta par Ch. Alluaud ; tandis que les grottes du Kulumuzi, d'où provient l'individu en question, sont situées près de Tanga et presque au niveau de la mer.

Familia **SICARIIDÆ**

4. **Loxosceles...** sp.

Grotte de Haitajwa, près Haitajwa-hill, district de Mwéra (île de Zanzibar) : un jeune individu indéterminable.

Familia **LEPTONETIDÆ**

sub.-familia **Teleminæ**

APNEUMONELLA Fage (1921)

Type du genre. — *Apneumonella oculata* Fage.

Diagnose. — ♀. Caractères de la sous-famille, et en outre : Céphalothorax pourvu d'une strie thoracique punctiforme et de stries radiantes faiblement indiquées. — Yeux au nombre de 6, formant un groupe transverse. — Pattes I> IV> II> III. — Fémurs antérieurs normaux non fusiformes. — Pas de ceinture chitineuse en avant de l'abdomen.

♂ inconnu.

5. **Apneumonella oculata** Fage

Type de l'espèce. — Grotte C du Kulumuzi, près Kyomoni, district et province de Tanga (Afrique orientale).

Matériel étudié. — Une femelle adulte, échantillon-type et unique.

Description. — ♀ : *Longueur* 1 mm. 4. — *Coloration* : céphalothorax, pièces buccales, appendices fauve testacé rougeâtre ; bandeau, marge du céphalothorax, extrémités des articles légèrement rembrunis ; sternum hanches en dessous, extrémité du tibia et tarse de la patte-mâchoire brun rougeâtre, abdomen blanc testacé en dessus, fortement rembruni sur les côtés et en dessous ; colulus brunâtre. — *Céphalothorax* (fig. II, 1) à peine plus long que large, tronqué en arrière, convexe vers le milieu et lentement déclive dans la partie thoracique, pourvu d'une strie médiane

assez reculée en forme de fossette, et de trois stries radiantes peu sensibles. — *Yeux* au nombre de six, égaux ou les médians à peine plus gros, formant un groupe traverse composé de deux yeux médians antérieurs, séparés l'un de l'autre par un intervalle égal à leur rayon, et de deux yeux latéraux, connivents, situés de chaque côté l'un derrière l'autre, les antérieurs séparés des médians par un intervalle égal à leur diamètre, et formant avec ceux-ci une ligne très légèrement récurvée. — *Bandeau* bien développé, faiblement incliné en avant, sa hauteur égale à environ deux fois la longueur de l'aire oculaire. — *Chélicères* (fig. II, 2) une fois et demie aussi longue que la hauteur du bandeau ; marges longuement obliques, la supérieure armée de six dents inégales et inégalement espacées, les deux distales et la proximale les plus fortes, les trois intermédiaires granuliformes ; la marge inférieure armée de cinq dents inégales et inégalement espacées, les deux proximales plus fortes et plus voisines l'une de l'autre ; une rangée de poils villeux à la marge supérieure ; pas d'épines mais seulement quelques poils courts à la base de la tige, en dessous ; crochet long, régulièrement arqué, cylindrique jusqu'à la base. — *Pièce labiale* et *lames maxillaires* comme celles de *Telema*. — *Patte-mâchoire* : fémur = tibia + $\frac{\text{patella}}{2}$; tibia = 2 patella ; tarse = tibia + patella ; tarse dépourvu d'une griffe terminale ; tous ces articles munis d'épines plus ou moins nom-

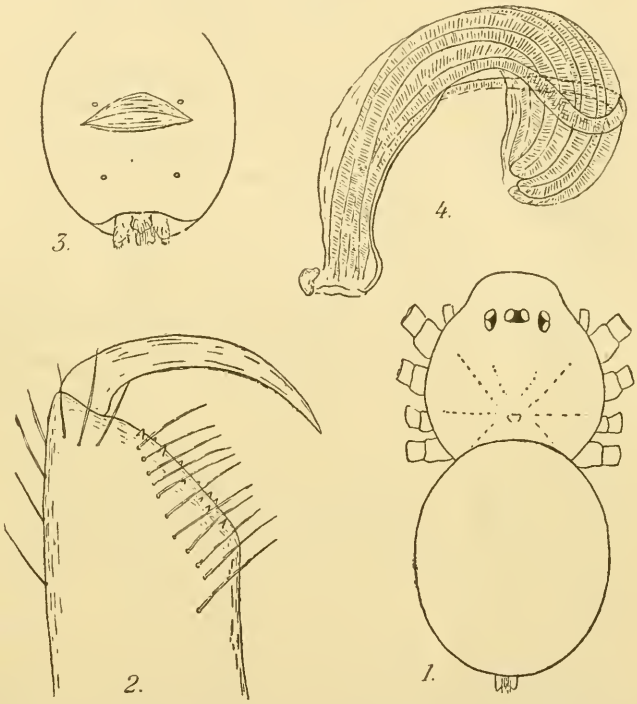


FIG. II. *Apneumonella oculata* Fage, ♀. — 1, face dorsale × 42. — 2, chélicère gauche × 170. — 3, abdomen vu en dessous × 41. — 4, réceptacle séminal × 170.

breuses[1]. — *Sternum* semblable à celui de *Telema*, mais un peu plus convexe — *Pattes-ambulatoires* : I> IV> II> III. I = 1 mm. ; fémurs = tibias, nullement fusiformes ; tarses dépourvus d'onychium, portant trois griffes semblables à celles de *Telema* ; tous les articles munis d'épines plus ou moins nombreuses[1]. — *Abdomen* court, globuleux, sans arceau chitineux antérieur. — *Stigmates* chitinisés (fig. II, 3), tous trachéens, au nombre de quatre et très largement séparés ; les antérieurs situés de chaque côté et un peu au-dessus de l'épigastre donnent chacun accès dans un vestibule très court, d'où partent trois à quatre gros troncs trachéens ; des postérieurs, également espacés, et situés à égale distance de l'épigastre et des filières, partent des trachées plus fines et beaucoup plus nombreuses. — *Région épigastrique* convexe ; vagin caché par un bourrelet saillant, donnant accès à un réceptacle impair, médian (fig. II, 4), extraordinairement volumineux comme celui de *Telema*, et recourbé en crosse à sa partie terminale. — *Filières* et *Colulus* comme chez *Telema*.

Observations. — Cette nouvelle espèce vient se placer, parmi les Leptonétides, dans la sous-famille des *Teleminae*, telle que l'un de nous l'a définie en **1913**, et dont la diagnose qui en a été donnée alors peut être entièrement maintenue, sauf sur un point : les proportions relatives des pattes. La formule I <II <IV <III est propre au *Telema tenella* E.-S. et ne s'applique pas ici, où nous avons I> IV> II> III. Les caractères si spéciaux de cette sous-famille justifieront peut-être un jour la réunion du *Telema* et de l'*Apneumonella* en une famille distincte de celle des *Leptonetidæ*.

L'*Apneumonella oculata* a été capturé dans la galerie humide et obscure de la grotte C du Kulumuzi, près de Tanga. Cette grotte, dont une partie est éclairée, abrite une faune très nombreuse, constituée en majorité par des espèces qui sont le plus souvent associées aux Chauves-souris et à leur guano ; on y trouve aussi quelques troglobies véritables, et il est possible que l'*Apneumonella oculata* doive se ranger parmi ces derniers. Il est certain en tout cas que cette espèce, parfaitement oculée, encore partiellement pigmentée, à pattes relativement courtes (I = 1 mm.), n'a subi que de légères modifications du fait de son entrée dans les grottes, et se trouve beaucoup plus voisine que le *Telema* — aveugle, entièrement dépigmenté, aux pattes longues (I = 3 mm. 7), strictement adapté à la vie cavernicole — du type primitif de la famille à laquelle appartiennent ces deux genres.

1. Le nombre et la disposition des épines sont impossibles à fixer d'une façon précise d'après l'unique individu que nous possédons.

Dès lors, ce *Telema* nous apparaît vraiment comme le représentant d'une faune chaude, qui a émigré vers les tropiques, où on la retrouve encore avec ses caractères primitifs, tandis qu'elle n'a laissé en Europe qu'une espèce, témoin de cette époque disparue, et qui n'est parvenue jusqu'à nous que grâce à l'abri que lui offraient les grottes profondes contre des variations climatiques fatales.

Familia **OONOPIDÆ**

Blanioonops, nov. gen.

Type du genre : *Blanionops patellaris*, nov. sp.

Diagnose : — ♀. Céphalothorax une fois et demie plus long que large, faiblement convexe en dessus. — Pas d'yeux. — Bandeau très court et très oblique. — Chélicères verticales. — Pièce labiale et lames-maxillaires aussi larges que hautes. — Sternum convexe, une fois et demie plus long que large, largement tronqué en arrière. — Pattes ambulatoires pourvues d'épines ; patellas, surtout les antérieures, très longues ; fémurs robustes, subsemblables.

♂ inconnu.

6. **Blanioonops patellaris**, n. sp.

Type de l'espèce. — Grotte C du Kulumuzi, près Kyomoni, district et province de Tanga (Afrique orientale) (16. IV. 12) nº 536.

Matériel étudié. — Nombreuses femelles adultes, quelques jeunes.

Description. — ♀. *Longueur* 1 mm. 5. — *Coloration* : céphalothorax, sternum et appendices fauve testacé ; *abdomen* testacé blanchâtre. — *Céphalothorax* (fig. III, 1 et 2) allongé, une fois et demie plus long que large, très faiblement convexe, brusquement abaissé en arrière ; sur la pente postérieure, une très fine strie [1]. — Pas d'*yeux*. — *Bandeau* étroit, oblique. — *Sternum* convexe, pourvu de poils simples, dressés. — *Chélicères* (fig. III, 3) verticales à marges mutiques, mais ornées en dessus, près de la marge, d'une série de poils simples doublée d'une série de poils plumeux, épais, et, près de la base du crochet, d'un long poil plumeux dirigé parallèlement à la marge ; tige à bord interne denticulé ; crochet long, régulièrement arqué. — *Pièce labiale* (fig. III, 4) aussi large à la base que haute, trian-

(1) C'est par erreur que cette strie n'est pas représentée sur la fig. III.

gulaire, à sommet échancré laissant voir l'extrémité du *rostre* (fig. III, 5)

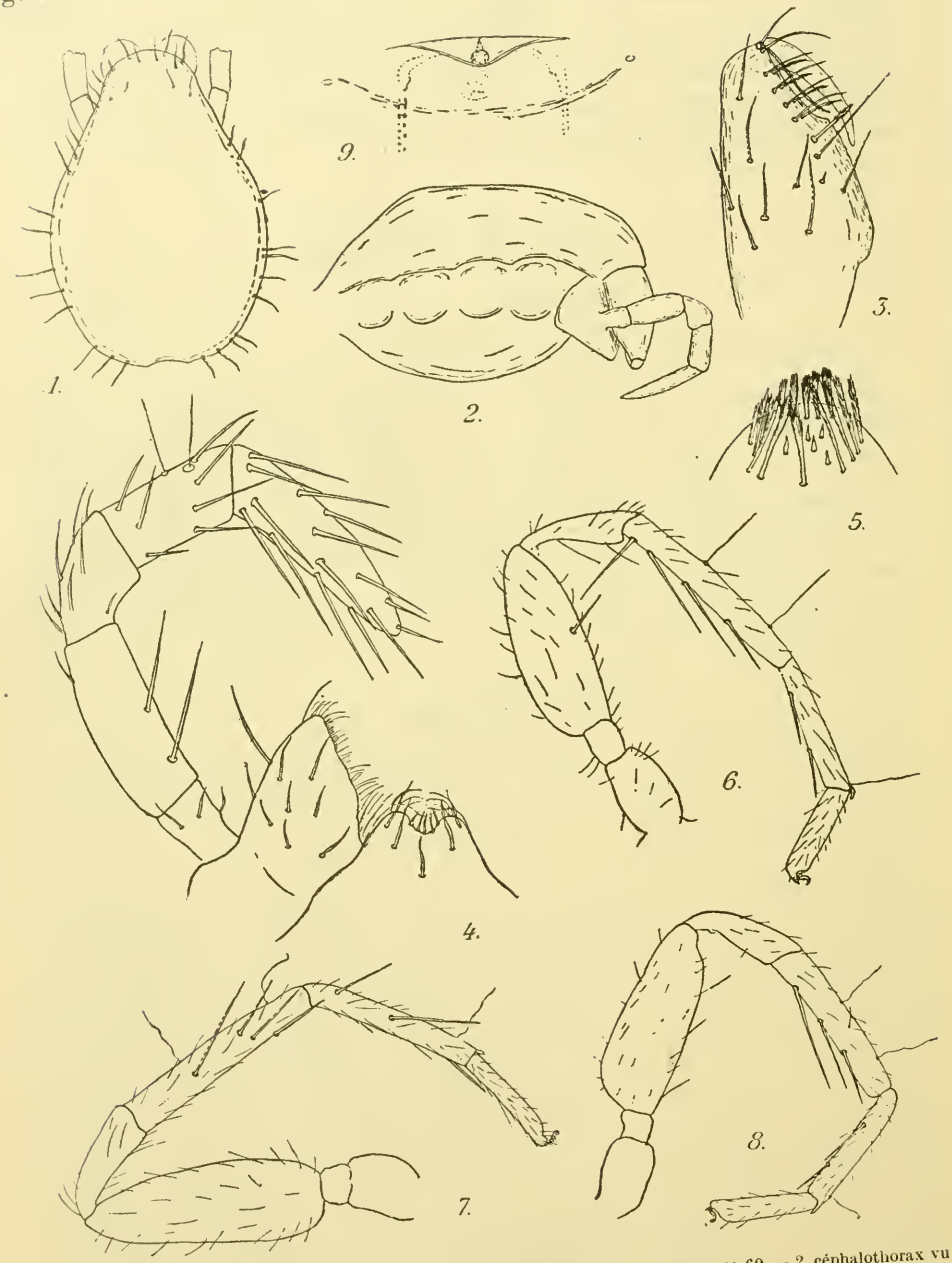


FIG. III. *Blanionops patellaris* nov. gen. nov. sp. ♀. — 1, céphalothorax vu en dessus × 60. — 2, céphalothorax vu de profil × 60. — 3, chélicère gauche × 70. — 4, pièce labiale et lame-maxillaire gauche × 170. — 5, extrémité du rostre × 350. — 6, patte I, face interne × 60. — 7, patte IV, face externe × 60. — 8, patte II, face externe × 60. — 9, épigyne × 170.

garnie de poils courts, épais, fortement plumeux. — *Lames-maxillaires* aussi larges à la base que hautes. — *Patte-mâchoire* : tarse = tibia + patella > fémur ; tous les articles armés de crins spiniformes ; pas de griffe à l'extrémité du tarse. — *Pattes-ambulatoires* IV > I > II > III ; fémurs subsemblables, ceux de la première paire (fig. III, 6) armés d'une épine interne ; patellas aussi longues que les tarses, aussi longues que la moitié des tibias aux paires I et IV (fig. III, 6 et 7), et à peine plus courtes que les tibias aux paires intermédiaires (fig. 16) ; tibia I armé en dessous de 4 paires de longues épines, tibias II et III de 3 paires d'épines semblables et tibia IV d'une seule épine antérieure infère, mais de 3 épines latérales ; métatarses plus courts que les tibias, les métatarses I armés en dessous de 3 paires d'épines, les métatarses II et III de deux paires d'épines semblables et les métatarses IV d'une paire d'épines antérieures, et portant 3 épines latérales ; tarses mutiques, mais prolongés par un onychium bi-segmenté portant une paire de griffes fortement incurvées, à 3 dents obtuses basilaires et à dents latérales, au moins aux pattes antérieures. — *Abdomen* allongé, sans scuta, plus de 2 fois plus long que large ; région épigastrique (fig. III, 9) à peine convexe, laissant voir l'orifice du receptacle séminal impair, médian, sous la forme d'un point rougeâtre chitinisé. — *Filières* terminales cylindriques, portées sur un court pédoncule commun ; les inférieures, à peine plus courtes, à deux articles, le terminal très court ne portant qu'une seule fusule ; les médianes à un seul article portant une seule fusule ; les supérieurs bi-articulées, possédant 5-6 fusules.

Rapports et différences. — Il nous a paru indispensable de proposer la création d'un genre pour cette espèce, qui est le seul Oonopide aveugle actuellement connu, et qui est en outre remarquable par son céphalothorax peu convexe et par ses patellas extrêmement allongées. Le céphalothorax rappelle un peu celui des *Oonopinus*, et mieux encore celui des *Stenoonops*. Ces derniers possèdent aussi les longues patellas signalées ici, mais ces deux genres ont des pattes mutiques, des lames-maxillaires beaucoup plus longues que larges à la base, et des chélicères fortement obliques.

7. Oonops... sp. ?

Deux jeunes *Oonops* indéterminables spécifiquement ont été pris dans des tamisages exécutés à l'entrée de la grotte A de Shimoni, Prov. de Seyidié, (Afrique orientale anglaise) (9. XI. 11), n° 532 A.

8. **Kijabe paradoxa** Berland

Matériel étudié. — Un exemplaire ♂ provenant d'un tamisage fait à l'entrée de la grotte A de Shimoni, prov. de Seyidié (Afrique orientale anglaise) (9. XI. 11), nº 532 A.

Observations. — Cet individu est conforme à la description de Berland (**1914**) à laquelle nous n'ajouterons que les quelques remarques suivantes. Le bulbe (fig. IV, 1) se termine par un style capillaire, court, légèrement arqué, et protégé par un conducteur membraneux arrondi en palette (fig. IV, 2). Quelques soies très courtes sont aussi visibles à l'extrémité du bulbe, en dessous.

Les affinités de ce genre sont très étroites avec le g. *Dysderina*, dont il a la disposition oculaire, l'armature des pattes et la conformation des pièces buccales, au moins chez la femelle, et dont il paraît surtout se distinguer par la structure des chélicères et des pièces buccales du mâle.

9. **Dysderina granulosa**, nov. sp.

Type de l'espèce. — Grotte A de Shimoni (entrée de la grotte, tamisage), prov. de Seyidié (Afrique orientale anglaise (9. XI. 11), nº 532 A.

Matériel étudié. — Un mâle et une femelle adultes.

Description. — *Longueur* 1 mm. 7. — *Coloration* : céphalothorax, sternum scuta abdominaux rouge carminé. — *Céphalothorax, sternum* et hanches postérieures entièrement chagriné granuleux. Scuta lisses, sauf dans la région épigastrique. — *Yeux* subégaux ; les postérieurs connés, en ligne récurvée, les antérieurs séparés par un intervalle égal à leur rayon. — *Pattes* fauve-rouge ; tibias antérieurs offrant en dessous de chaque côté 4 épines longues et couchées, 2 épines semblables aux métatarses. — ♂, tibia de la *patte-mâchoire* à peine plus long que la patella ; bulbe piriforme terminé par un style long et très fin (fig. IV, 3), régulièrement arqué, accompagné d'un conducteur membraneux, large à la base, atténué vers l'extrémité.

Rapports et différences. — Espèce voisine de *D. capensis* E. S. (**1907**), mais à téguments beaucoup plus granuleux, à yeux beaucoup plus gros, et à style régulièrement arqué. Ce dernier caractère permet aussi de distinguer le *D. granulosa* du *D. loricata* (E. S.) avec lequel il présente quelques affinités.

10. Gamasomorpha Berlandi n. sp.

Type de l'espèce. — Grotte A de Shimoni (entrée de la grotte, tamisage), prov. de Seyidié (Afrique orientale anglaise) (9. XI. 11), n° 532 A.

Matériel étudié. — Une femelle, trois mâles.

Description. — *Longueur* 1 mm. 3. — ♂ ♀ : *Coloration* : céphalothorax

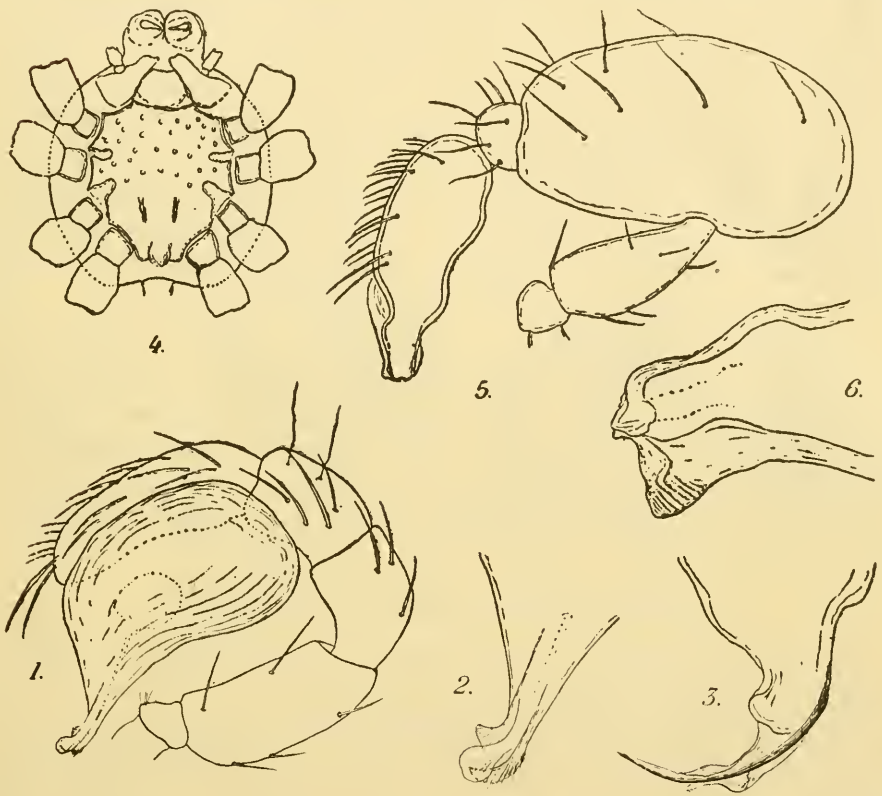


Fig. IV. *Kijabe paradoxa* Berland, ♂. — 1, patte-mâchoire × 170. — 2, extrémité du bulbe × 350. — *Dysderina granulata* nov. sp. ♂ — 3, extrémité du bulbe × 170. — *Gamasomorpha Berlandi* nov. sp. ♂. — 4, sternum × 60. — 5, patte-mâchoire × 170. — 6, extrémité du bulbe, face interne × 350.

sternum, scuta abdominaux rouge carminé ; pièces buccales et appendices fauve-rouge. — *Céphalothorax* couvert de fines stries longitudinales ondulées, très élevé en son milieu, sa hauteur égale à la moitié de sa longueur, horizontal en dessus puis brusquement abaissé dans la partie thoracique et portant une petite pointe, de chaque côté, au sommet postérieur ; son bord postérieur fortement relevé en gouttière au niveau de l'insertion du pédicule. — *Yeux* gros, les antérieurs séparés par un espace inférieur à

leur rayon ; ligne postérieure droite ; les latéraux un peu plus petits, contigus aux médians. — Hauteur du *bandeau* égale au diamètre des yeux antérieurs. — *Sternum* (fig. IV, 4) peu convexe, marqué de points enfoncés sur sa moitié antérieure, et, en outre, de 2 paires de sigilla marginaux, la postérieure plus grande, d'une paire de carènes longitudinales submédianes au niveau des hanches de la troisième paire, et enfin, d'un tubercule impair, médian situé entre l'insertion des hanches de la quatrième paire. — *Chélicères* convexes en dessus à la base, puis fortement atténuées. — *Pattes* inermes. — *Abdomen* à deux scuta complets, normaux, ornés de points enfoncés ; un scutum infra-mamillaire. — *Région épigastrique* semblable à celle du *G. Simoni* Berland. — ♂ : *patte-mâchoire* (fig. IV, 5) : fémur deux fois plus petit que la patella ; celle-ci énorme, dilatée, deux fois plus longue que large ; tibia court, subsphérique ; tarse plus long que le fémur, à bord interne ondulé ; bulbe inclus dans le tarse, se terminant du côté interne par une lame transparente cannelée (fig. IV, 6).

Rapports et différences. — Cette espèce est très voisine du *G. Simoni* Berland (**1914**) de l'Afrique orientale anglaise et doit rentrer dans le même groupe que celui-ci. Elle s'en distingue principalement par sa taille plus petite, la présence d'une paire de pointes postérieures au céphalothorax, la présence d'une paire de carènes et d'un tubercule postéreiur au sternum, la disposition des sigilla et par l'organe copulateur du mâle.

11. **Gamasomorpha Kulczynskii** Berland (1914)

Grotte A de Shimoni (entrée de la grotte, tamisage). Prov. de Seyidié, (Afrique orientale anglaise) (9. XI. 11), n° 532 A : 1 ♂.

Les échantillons types ont été capturés à Shimoni, sur la côte et décrits par Berland (**1914**). Ce sont deux ♂, dont notre ♀ ne diffère par aucun caractère saillant. Ses yeux occupent la même position caractéristique, ses fémurs possèdent aussi un renflement très marqué, à la base, en dessus.

Familia **PALPIMANIDÆ**

12. **Hybosida scabra, nov. sp.**

Type de l'espèce. — Grotte A de Shimoni (entrée de la grotte, tamisage). Prov. de Seyidié (Afrique orientale anglaise) (9. XI. 11), n° 532 A.

Matériel étudié. — Trois ♂ adultes.

Description. — ♂ : *Longueur* 1 mm. 7. — *Coloration* : céphalothorax,

pièces buccales, sternum, scutum abdominal brun-rouge uniforme ; pattes et abdomen testacés ; céphalothorax, bandeau, sternum, hanches I en dessus parsemés de saillies très fines et très rapprochés, donnant à l'ensemble un aspect fortement rugueux. — *Céphalothorax* aussi long que l'abdomen, régulièrement arrondi en avant, très convexe dans la partie céphalique, puis brusquement incliné en arrière ; sur la pente postérieure une petite strie récurvée. — *Bandeau* vertical au moins trois fois

FIG. V. *Hybosisa scabra* nov. sp. ♂. — 1, patte-mâchoire × 170. — 2, tarse et bulbe vus en dessous × 170. — *Cydrella albopilosa* nov. sp. ♂. — 3, patte-mâchoire × 27. — 4, extrémité du tarse de la patte-mâchoire vu en dessus × 27.

plus haut que le diamètre des yeux médians. — *Yeux* au nombre de six : deux médians, les plus gros, placés juste en avant du front et séparés par un intervalle inférieur à leur rayon ; de chaque côté, deux latéraux, contigus, punctiformes, difficiles à voir, séparés des médians de leur diamètre environ, et formant avec eux une ligne très légèrement récurvée. — *Chélicères* sans saillie antérieure. — *Pièce labiale* échancrée comme celle de l'*H. Lesserti* BERLAND. — *Scutum abdominal* occupant le quart antérieur de l'abdomen, ne dépassant pas en dessous le pli épigastrique. — *Patte-mâchoire* (fig. V, 1 et 2) : fémur cylindrique = tibia + patella = tarse, patella arrondie en dessus ; tibia au moins deux

fois plus long que la patella et aussi haut que long, brièvement pédiculé à la base ; tarse faiblement convexe en dessus, pourvu du côté externe de crins longs et robustes. — *Bulbe* ovale, portant au sommet un style épais, sinueux et une apophyse large, creusée en gouttière, taillée en biseau à l'extrémité qui est prolongée d'un côté en pointe aiguë.

♀ inconnue.

Rapports et différences. — Le genre *Hybosida* ne comprenait jusqu'ici que deux espèces : *H. lucida* E. S. (**1897**) des Seychelles et *H. Lesserti* Berland (**1921**) de l'Afrique orientale anglaise. L'*H. scabra*, très voisin de cette dernière espèce, s'en distingue par sa petite taille, son scutum abdominal mieux développé, la forme de l'apophyse bulbaire, et surtout par les aspérités du céphalothorax, du sternum, du bandeau et des hanches.

Familia **ZODARIIDÆ**

13. **Cydrella albopilosa**, nov. sp.

Type de l'espèce. — Grotte A de Shimoni, prov. de Seydié (Afrique orientale anglaise) (9. XI. 11), n° 532 : 1 ♂ adulte.

Matériel étudié. — Individu-type.

Description. — *Longueur* 8 mm. — *Céphalothorax* noir, densément chagriné, opaque, parsemé de poils blanchâtres courts et fins. — *Yeux* postérieurs petits, égaux, les médians beaucoup plus rapprochés l'un de l'autre que des latéraux, vus en dessus en ligne très peu procurvée ; yeux antérieurs en trapèze plus large en avant qu'en arrière, les antérieurs plus gros que les postérieurs. — *Bandeau* très large, plan, garni, ainsi que la région oculaire, de cils plus blancs que ceux du céphalothorax. — *Abdomen* ovale, noir en dessus, orné en avant d'une très grosse tache obtuse formée de longs poils blancs, vers le tiers postérieur une petite ligne transverse procurvée et une tache apicale blanchâtre testacée garnie de poils blancs, en dessous, région épigastrique légèrement indurée brun-rouge foncé, région ventrale de même couleur et glabre, sauf sur les bords garnis de poils blanchâtres peu serrés. — *Chélicères* et *sternum* presque noirs, celui-ci très finement chagriné et ponctué. — *Pattes-ambulatoires* courtes et robustes, brun rouge foncé avec les fémurs presque noirs ; métatarses et tarses éclaircis rougeâtres ; métatarses I et II plus courts que les tarses, au moins les métatarses I, et garnis en dessus de poil très blancs ; patellas et tibias postérieurs armés d'épines courtes assez nombreuses, métatarses

de quelques épines plus fines et plus longues ; tibias et métatarses pourvus en outre, en dessous, de quelques épines plus fines et plus longues. — *Patte-mâchoire* (fig. V, 3), fémur cylindrique, aussi long que le tarse ; patella courte et sphérique, dilatée du côté externe ; tibia, vu en dessus, plus court que la patella, tronqué obliquement de dedans en dehors et pourvu d'une apophyse externe noire, cylindrique, épaisse, au moins aussi longue que l'article, dirigée en avant, légèrement recourbée en dedans à la pointe; tarse (fig. V, 4) ovale, armé en dessus du côté interne de six à sept courtes épines noires dirigées en avant, dont une terminale. — *Bulbe* portant du côté externe une apophyse noire, courte, dirigée en arrière et se terminant par une pointe un peu courbée en crochet.

Rapports et différences. — Cette espèce est surtout voisine du *Cydrella multipunctata* Berland (1920) de la région du Kénya, mais facile à distinguer de celle-ci par sa coloration.

Familia **PHOLCIDÆ**

14. **Pholcus lucifugus**, nov. sp.

Type de l'espèce. — Grotte C du Kulumuzi, près Kyomoni, district et province de Tanga, (Afrique orientale) (16. IV. 12), n° 536.

Matériel étudié. — Echantillons-types (2 ♂, 4 ♀) et en outre : Grotte A du Kulumuzi (16. VI. 12), n° 534 : 3 ♀ ; Grotte B du Kulumuzi (16. IV. 12), n° 535 : 1 ♂, 3 ♀ ; Grotte de Haitajwa, près Haitajwa-hill, district de Mwéra (île de Zanzibar) (24. IV. 12), n° 537 : 2 ♀ ; Grotte de Magapwani, district de Mkokotoni, île de Zanzibar (25, IV, 12), n° 541. Variété : Grotte A de Shimoni, province de Seyidié (Afrique orientale anglaise) (9. XI. 11), n° 532 : 4 ♂, 13 ♀.

Description. — *Longueur* 7 mm. — ♂ ♀ : *Céphalothorax* fauve, sa partie céphalique brune dessinant une tache triangulaire obtuse ; sa partie thoracique marquée d'une tache obscure beaucoup plus grosse, arrondie et un peu dentée de chaque côté. — *Bandeau* et *yeux* comme ceux de *Ph. phalangioïdes*, sauf les yeux médians antérieurs contigus l'un à l'autre et situés sur une petite tache triangulaire aiguë, moins largement séparés des latéraux. — *Chélicères* brunes, vues en avant, presque parallèles ; celles du ♂ au milieu largement et confusément déprimées, pourvues, près l'angle externe de la marge basale de deux petits tubercules coniques subgéminés, au bord interne, près l'extrémité, d'un tubercule

plus petit subarrondi. — *Abdomen* cylindrique et long, blanchâtre testacé, marqué en dessus en avant d'une fine ligne médiane abrégée, ensuite de taches allongées disposées par paire, 2, 2, 2, 2, les antérieures droites, les autres obliques noirâtres, en dessous d'une bande médiane noire, légèrement dilatée au milieu et à l'extrémité, et coupée, près du milieu, d'une ligne transverse testacée et sulciforme. — *Sternum* fauve, marqué d'une bande médiane brune, très large en avant, atténuée en pointe en arrière ; pièces buccales et hanches (excepté celles de la première paire) brunes. — *Pattes ambulatoires* fauve rougeâtre obscur, avec les patellas brunes, les fémurs et les tibias graduellement rembrunis, néanmoins marqués d'un anneau blanchâtre apical. — ♂ : *Patte-mâchoire* : trochanter armé d'une apophyse beaucoup plus longue que l'article (fig. VI, 1), assez grêle et subaiguë, dirigée en avant, mais arquée en dedans et falciforme ; fémur + patella (fig. VI, 3) environ de même longueur que le tibia, celui-ci fortement convexe et dilaté ; tarse à peine plus long que la patella, pourvu d'un paracymbium très grand, d'abord dirigé en bas, puis brusquement coudé en avant, terminé par deux épines noires inégales ; la supérieure plus grosse, aiguë, l'inférieure grêle et droite, entre ces deux épines un petit processus blanchâtre, membraneux, en forme de bouton. — *Bulbe* (fig. VI, 4) pourvu d'une apophyse supérieure, lamelleuse, opaque, élargie de la base à l'extrémité, coudée à angle droit et dirigée en dedans dans sa partie terminale et d'une apophyse inférieure noire, chagrinée, ovoïde ; style situé entre les deux apophyses, membraneux, transparent, large, incurvé en haut à l'extrémité. — ♀ : *Epigyne* (fig. VI, 5) gros, convexe, blanchâtre, mais pourvu en avant d'une large plagule noirâtre, semi-circulaire, arrondie en arrière et bordée d'un lorum coriacé et rouge, étroit, portant au milieu un petit tubercule, dressé, spiniforme.

Rapports et différences. — Le *Ph. lucifugus* est assez voisin du *Ph. phalangioïdes* ; il s'en distingue nettement par la disposition des yeux, par la forme de l'apophyse du trochanter de la patte-mâchoire du ♂ et des apophyses du bulbe (fig. VI, 2 et 6). La coloration, très particulière de l'abdomen et du céphalothorax, la forme et l'aspect de l'épigyne permettent de reconnaître facilement les femelles. Le *Ph. lucifugus* est jusqu'ici la seule espèce du genre, connue dans l'Afrique tropicale. Le *Ph. Fauroti* E. S. forme petite et très grêle, n'a pas été signalée au sud de la mer Rouge.

Variations. — Les individus de la grotte A de Shimoni diffèrent des échantillons-types par leur taille un peu plus forte, et surtout par quelques détails du paracymbium et du bulbe. Le paracymbium (fig. VI, 7) porte

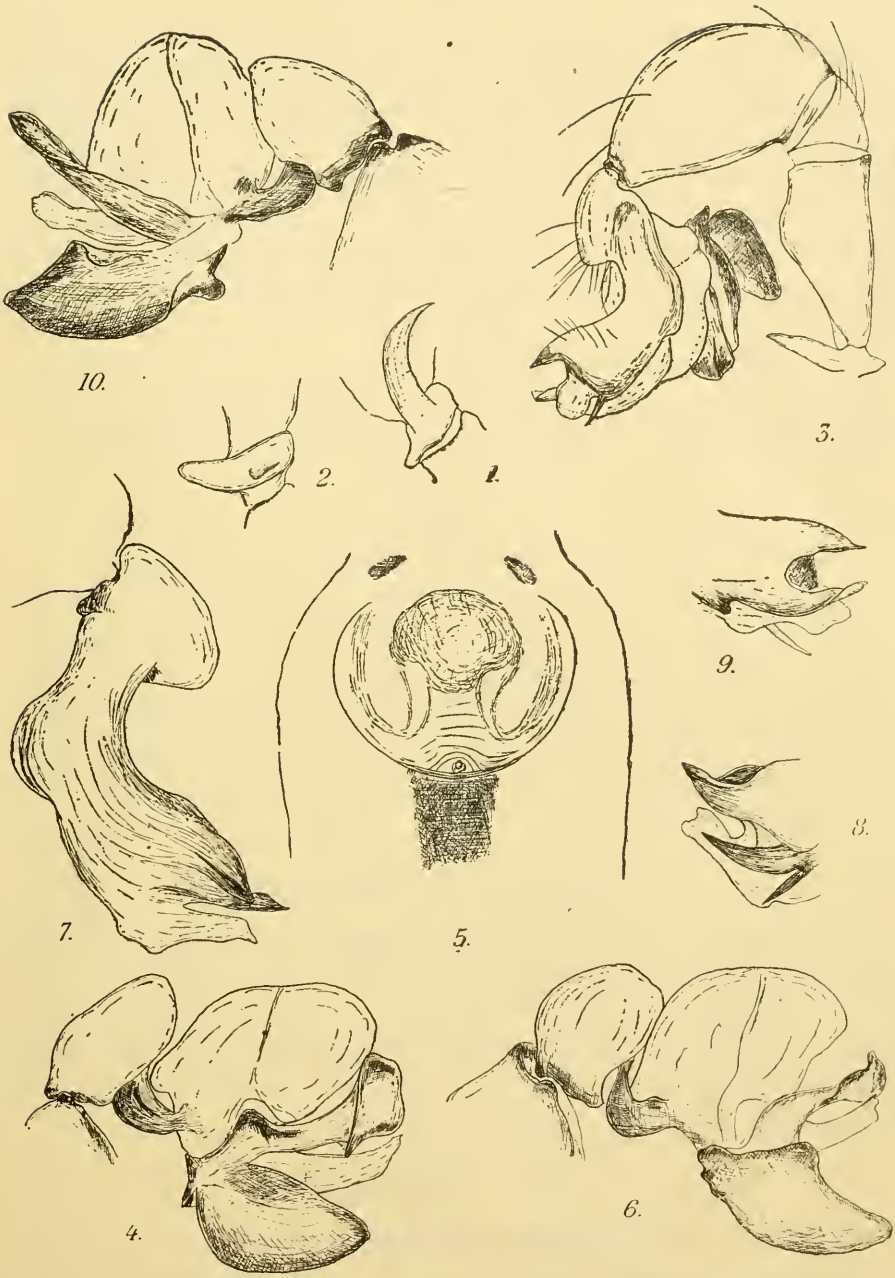


FIG. VI. 1, *Pholcus lucifugus* nov. sp. ♂ apophyse du trochanter de la patte-mâchoire. — 2, *Pholcus phalangioïdes* (Fuess.) ♂. — apophyse du trochanter de la patte-mâchoire. — *Ph. lucifugus* : 3, patte-mâchoire du ♂, face externe × 27. — 4, tarse et bulbe, face interne × 42. — 5, épigyne × 27. — *Ph. phalangioïdes* : 6, tarse et bulbe, face interne × 42. — *Ph. lucifugus* ♂, variété : 7, tarse de la patte-mâchoire, face externe × 42. — 8, extrémité du paracymbium, face interne × 42. — 9, *Ph. lucifugus* type : extrémité du paracymbium, face interne × 42. — 10, *Ph. lucifugus* variété : tarse et bulba, face interne × 42.

deux pointes terminales supères, le processus membraneux est allongé, taillé en biseau à l'extrémité ; il n'y a pas de pointe inférieure. En regardant en dessous l'extrémité du paracymbium (fig. VI, 8 et 9) on voit qu'une de ces pointes se divise en deux dès la base. D'autre part, l'apophyse supérieure du bulbe (fig. VI, 10) n'est pas coudée à l'extrémité, mais simplement recourbée en cornet ; l'apophyse inférieure rappelle davantage celle du *Ph. phalangioïdes*. Quant au style, il est étranglé au tiers terminal et légèrement renflé en bouton à l'extrémité. L'épigyne des femelles est semblable à celui des échantillons-types.

Nous ne savons s'il y a lieu de considérer ces individus comme formant une espèce particulière, et nous nous contentons, pour l'instant, d'indiquer les points sur lesquels ils diffèrent des échantillons-types.

15. **Psilochorus... ?**

Grotte du Kulumuzi (Ch. Alluaud **1909**) : un individu jeune.

Ce jeune Pholcide, rapporté de la grotte du Kulumuzi par M. Ch. Alluaud, lors de son second voyage en Afrique orientale, appartient au groupe des *Blechrosceleœ*. Il paraît surtout voisin du genre *Psilochorus*. Mais son état de conservation est tel qu'il nous est impossible d'être affirmatif à cet égard. Le genre *Psilochorus* est le seul de ce groupe représenté à la fois en Amérique, en Asie et en Océanie ; tous les autres sont exclusivement américains.

16. **Spermophora minotaura** Berland

Grotte de Campbell, zone alpine du Kénya N. O. district de Nyéré. (Afrique orientale anglaise) (28. I. 12), n° 542 : 1 ♂ 1 ♀, 1 jeune.

Cette très curieuse espèce a été également rencontrée par MM. Allaud et Jeannel dans les forêts inférieures du Kénya, et jusqu'à 2.800 mètres d'altitude. Les individus décrits par Berland (**1920**) proviennent de cette localité.

Familia **THERIDIIDÆ**

17. **Hexablemma cataphractum** Berland

Matériel étudié. — Grotte A de Shimoni, prov. de Seyidié (Afrique orientale anglaise). (Entrée de la grotte, tamisage) (9. XI. II), n° 532 : 1 ♂.

Description. — Semblable à la femelle (voir Berland, **1920**) sauf sur

les points suivants : *Longueur* 1 mm. — *Chélicères* vues de profil (fig. VII, 1), aussi larges que hautes, très proéminentes et arrondies en dessus, armées en avant d'un fort tubercule dirigé obliquement en bas, taillé en biseau à l'extrémité. — *Patte-mâchoire* (fig. VII, 2), fémur deux fois plus long que la patella, celle-ci s'insérant au tiers postérieur du tibia qui est aussi long que fémur + patella, plus épais, à la base, que le fémur, à peine rétréci à l'extrémité, tarse très court (fig. VII, 3), plus court que la patella, brusquement tronqué à l'extrémité, appliqué sur un *bulbe* piriforme, volumi-

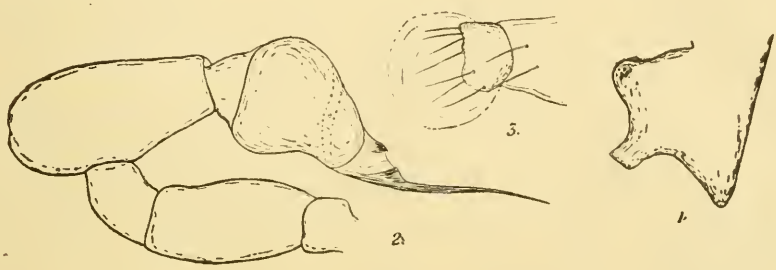


FIG. VII. *Hexablemma cataphractum* Berland, ♂. — 1, chélicère gauche vue de profil × 27. — 2, patte-mâchoire × 113. — 3, tarse de la patte-mâchoire vu en dessus × 113.

neux, terminé par un style plus long que lui, aplati et membraneux à la base, filiforme à l'extrémité.

OBSERVATIONS. — Ce genre, décrit par BERLAND, sur une femelle rapportée par MM. ALLUAUD et JEANNEL du pays Kikuyu, a des affinités nettement établies avec le g. *Paculla*. Il est à noter que ses chélicères possèdent, comme chez les *Paculla*, *Hexablemma* et les genres voisins, la lame chitineuse interne, qui caractérise le groupe Sicariides, Ochyrocératides, Pholcides, auquel les Théridiides se trouvent apparentés.

Familia **ARGIOPIDÆ**

Asthenargus, nov. gen.

TYPE DU GENRE. — *Asthenargus paganus* (E. S.).

DIAGNOSE. — ♂ ♀ : Céphalothorax semblable dans les deux sexes, sans saillies ni impressions. — Yeux (fig. VIII, 1) médians en trapèze un peu plus long que large, les antérieurs beaucoup plus petits que les latéraux et que les médians postérieurs. — Chélicères semblables dans les deux sexes,

peu et graduellement atténuées, non ou à peine divergentes, sans denticule sur leur face antérieure ; marge supérieure armée de 4 à 5 dents, les distales subcontiguës, fines, longues et très aiguës, l'avant-dernière beaucoup plus longue, la dernière (proximale) très petite et isolée. — Lames-maxillaires sans granulations (celles-ci parfois remplacées par de longs crins sessiles), à côté externe très oblique, environ de même longueur que le bord apical. — Tibias antérieurs sans épines en dessous ; tibias IV n'offrant en dessus qu'un seul crin dressé submédian ; tarses, au moins les antérieurs, aussi longs ou presqu'aussi longs que les métatarses, généralement épais et un peu fusiformes. — ♂ : patella de la patte-mâchoire ni épaissie, ni dentée à l'extrémité, sans apophyse apicale infère ; bulbe à style droit, court, dirigé horizontalement en avant.

Observations. — Ce genre se place tout à fait la base de la série des *Linyphiinæ*, et comprend les *A. paganus* (E. S.), *placidus* (E. S.) et *longespina* (E. S.) de la faune française qui rentraient autrefois dans le genre *Gongylidiellum*. Il convient de lui adjoindre l'*A. inermis* n. sp. dont la description suit.

18. Asthenargus inermis, nov. sp.

Type de l'espèce. — Grotte de Campbell, zone alpine du Kénya N. O. ; district de Nyéré, prov. du Kénya (Afrique orientale anglaise) (28. I. 12), n° 542.

Matériel étudié. — Un mâle adulte, échantillon-type, et une femelle jeune.

Description. — ♂ : *Longueur* 1 mm. 2. — *Coloration* : céphalothorax, pièces buccales, sternum, appendices, fauve testacé ; abdomen blanchâtre. — *Céphalothorax* fortement convexe en avant ; strie médiane très reculée ; partie thoracique ornée d'une ligne longitudinale médiane de 3-4 crins spiniformes dressés. — *Yeux* antérieurs en ligne droite, très resserrés, leurs intervalles plus étroits que leur rayon ; les médians au moins d'un tiers plus petits ; yeux supérieurs en ligne légèrement procurvée, égaux, les médians un peu plus séparés, leur intervalle néanmoins plus étroit que leur diamètre. — *Bandeau* vertical, plan, aussi haut que la longueur de l'aire oculaire. — *Chélicères*, marge inférieure armée de 3 dents ; marge supérieure de 4 dents aiguës, la troisième la plus large ; la quatrième (basale) plus petite et isolée. — *Pattes et sternum* comme chez *A. paganus*. — *Patte-mâchoire* (fig. VIII, 2) : fémur = tarse > tibia + patella ; tibia non prolongé en dessus par une apophyse en forme de crochet, mais simple-

ment rebordé à son bord antérieur ; tarse régulièrement convexe en dessus, son bord interne fortement saillant au milieu, son bord externe terminé en pointe en arrière ; bulbe (fig. VIII, 3 et 4) muni d'un style court, émergeant au-dessus d'une apophyse obtuse, brunâtre, de même

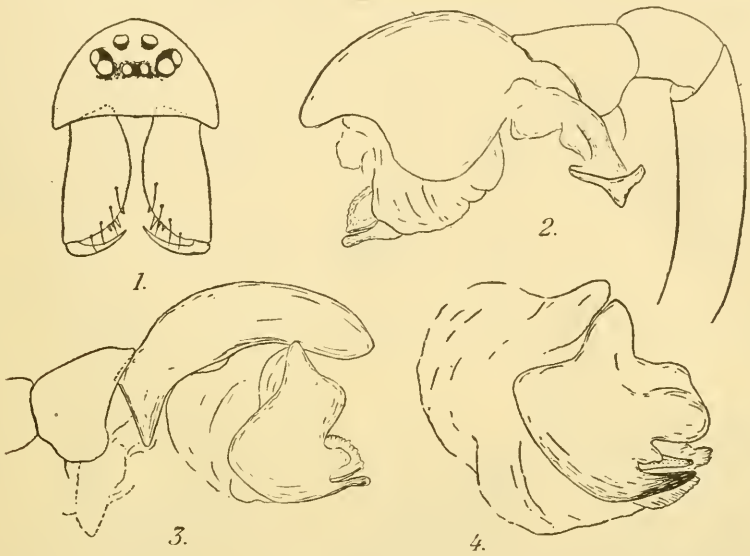


FIG. VIII. *Asthenargus paganus* (E. S.) : 1, chélicères et face × 42. — *Asthenargus inermis* nov. sp. ♂ — 2. patte-mâchoire face externe × 170. — 3, patte-mâchoire face interne × 170. — *Asth. paganus* (E.-S.) 4, bulbe face interne × 170.

longueur et, comme lui, dirigée horizontalement, conducteur membraneux, foliacé.

♀ inconnue.

RAPPORTS ET DIFFÉRENCES. — L'*Asthenargus inermis* se distingue de l'*A. paganus* E. S. par sa taille très inférieure, par l'armature de la marge inférieure des chélicères, qui comprend ici trois dents au lieu de cinq et par le bord interne du tarse à contour moins anguleux. Il se distingue aussi de celui-ci et des autres espèces du genre par l'absence d'apophyse au tibia de la patte-mâchoire.

19. Leptyphantes perexiguus n. sp.

TYPE DE L'ESPÈCE. — Grotte A de Shimoni (entrée de la grotte, tamisage) ; prov. de Seyidié (Afrique orientale anglaise) (9. XI. 11), n° 532 A : 1 ♂, 5 ♀.

DESCRIPTION. — ♀ *Longueur* 1 mm. 5 à 2 mm. — *Coloration* : céphalo-

thorax, sternum, appendices fauve testacé, légèrement rembruni ; abdomen et ventre brun concolore. — Trapèze des *yeux* médians à peine plus long que large. — *Pattes ambulatoires* : fémurs sans épine interne ; tibias sans épine inférieure ; crin spiniforme des métatarses à peine sensible ; tarses presque aussi longs que les métatarses. — *Epigyne* (fig. IX, 1) en tubercule fortement saillant ; vu en dessus, arrondi avec les ailes dessinant un

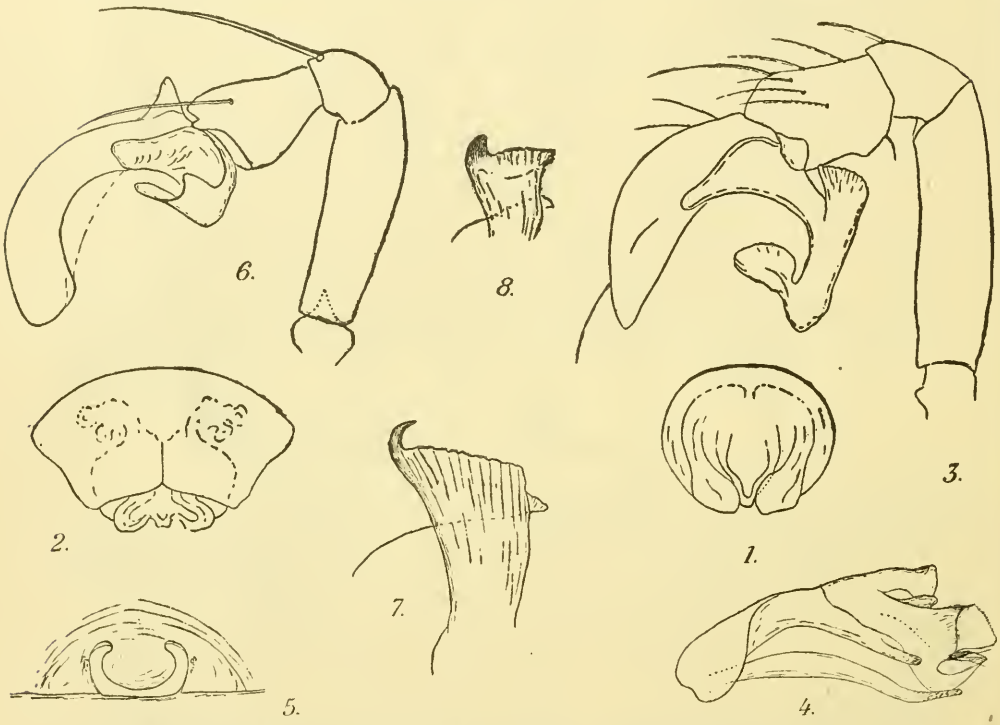


FIG. IX. *Leptyphanthes perexigus* nov. sp. : 1, épigyne vu en dessus × 170. — 2, épigyne ou en dessous × 170. — 3, patte-mâchoire du ♂ × 170. — 4, lamelle caractéristique et style face interne × 170. — *Leptyphantes biseriatus* nov. sp. — 5, épigyne vu en dessus × 60. — 6, patte-mâchoire du ♂, bulbe enlevé × 60. — 7, apophyse antérieure du bulbe × 170. — *Lept. biseriatus infans* nov. var : 8, apophyse antérieure du bulbe × 170.

fer à cheval, au centre duquel se voit une avance en triangle allongé ; vu en dessous (fig. 45), les bords latéraux se rejoignant sur la ligne médiane, extrémité de la languette interne bien visible et fortement chitinisée.

♂. — *Patella* (fig. IX, 3) de la patte-mâchoire plus courte que le tibia, son crin plus court que celui du tibia ; *tibia* aussi haut que long, sans apophyse ; *tarse* régulièrement convexe en dessus sans apophyse, ni saillie, son bord externe légèrement caréné ; *paracymbium* à branche descendante sans crin, ni dent, deux branches montantes, l'an-

térieure arrondie en palette foliacée à l'extrémité, la postérieure obliquement tronquée et finement cannelée ; *bulbe* (fig. IX, 4) : lamelle caractéristique à deux branches, la branche supérieure bifurquée ; style très court, soudé à la pièce intermédiaire ; apophyse antérieure, difficilement visible, à troncature oblique.

Rapports et différences. — Cette espèce appartient au groupe du *Leptyphantes culicinus* E. S. qui comprend aussi les *L. labilis* E. S. et *mitis* E. S. d'Algérie. Il se distingue de toutes les espèces du groupe par la longueur de ses tarses, par ses épines extrêmement faibles (particulièrement celles des métatarses) et par les détails de structure des organes copulateurs.

20. Leptyphantes biseriatus, n. sp.

Type de l'espèce. — Grotte de Campbell, zone alpine du Kénya N. O., district de Nyéré, prov. du Kénya (Afrique orientale anglaise) (28. I. 12), n° 542 : 2 ♂, 4 ♂.

Description. — ♀ : *Longueur* 4 mm. 5. — *Coloration* : céphalothorax fauve, avec une bande marginale et la partie céphalique, en arrière, rembrunies ; abdomen blanc. testacé, orné en dessus d'une double série de six taches noires irrégulières bien isolées, et de chaque côté de trois à quatre taches semblables sur les flancs ; ventre blanchâtre, rembruni sur les côtés et au-dessus des filières ; sternum brunâtre ; appendices jaune clair, avec l'extrémité des articles marquée d'un très mince anneau noir apical. — Trapèze des *yeux* médians beaucoup plus long que large. — *Pattes ambulatoires* : fémurs I armés d'une épine interne ; tous les tibias pourvus, en dessous, de plusieurs épines dressées (2-3) et offrant en dessus un verticille subapical d'épines situées presque au même niveau ; tous les métatarses armés de deux épines supères et d'une paire d'épines latérales. — *Epigyne* (fig. IX, 5) relativement peu saillant en dessus, plus large que long, en plaque convexe, régulièrement arrondie et largement pédiculée à la base, cachant la languette interne et le crochet.

♂. — *Patte-mâchoire* (fig. IX, 6). Tibia deux fois plus long que la patella et muni d'un crin beaucoup plus court que celui de la patella, régulièrement élargi de la base à l'extrémité et pourvu d'une très petite apophyse membraneuse sur sa face externe ; tarse régulièrement arrondi en dessus, mais armé à la base du côté interne d'une aopphyse dressée, triangulaire, à sommet subaigu et légèrement recourbé en dedans ; bord interne du tarse caréné sur toute sa longueur ; paracymbium à branche descen-

dante épaisse, dépourvue de denticule, mais ornée de crins très courts et robustes, à branche montante bifide. — *Bulbe* : apophyse antérieure (fig. IX, 7) large, prolongée en crochet, lamelle caractéristique (fig. X, 1) à deux branches ; style court soudé à la pièce intermédiaire par sa base.

Leptyphantes biseriatus infans n. var.

Dans cette même grotte de Campbell ont été pris 1 ♂ et 1 ♀ de *Leptyphantes* qui paraissent constituer une simple variété de l'espèce précédente. Ces individus sont semblables au type sauf sur les points suivants :

♀ *Longueur* 2 mm. — *Coloration* : céphalothorax brun olivâtre, un peu plus foncé à la marge ; abdomen olivâtre clair, orné en dessus d'une série de six accents bruns, les deux premiers interrompus sur la ligne médiane, et de chaque côté, sur les flancs, de trois taches blanches à contour irrégulier ; ventre et sternum noirâtres. — *Pattes-ambulatoires* : tous les tibias inermes en dessous, verticille sub-apical à épine interne reculée.

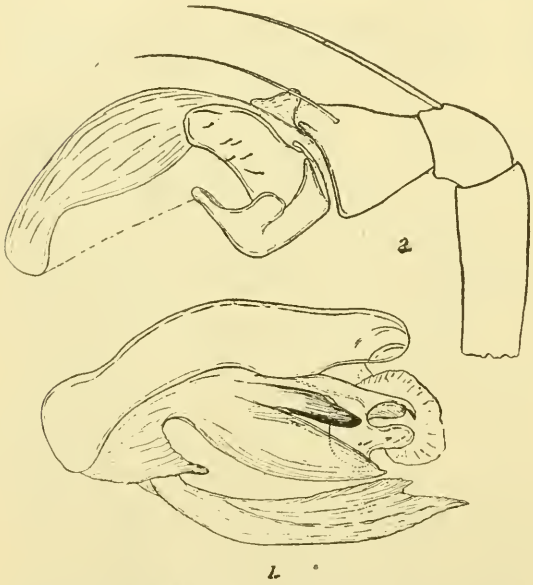


FIG. X. *Lept. biseriatus* nov. sp. : 1, lamelle caractéristique et style × 113. — *Lept. biseriatus infans* nov. var. 2, patte-mâchoire du ♂, bulbe enlevé × 113.

♂. — *Tibias* I armés en dessous de trois épines dressés : tibias II pourvus en dessous d'une seule épine sub-apicale ; tibias III inermes en dessous ; tibias IV portant deux épines dressées infères. — *Paracymbium* (fig. X, 2), à branche descendante pourvue de deux dents et à branche ascendante bifide. — Apophyse antérieure du *bulbe* (fig. IX, 8) à crochet épais, non recourbé.

OBSERVATIONS. — Ces deux *Leptyphantes* appartiennent au groupe du *L. Mughi* (FICKERT), caractérisé principalement par la présence d'épines infères aux tibias, par la forme du trapèze des yeux médians, plus long que large en arrière, par la patella de la patte-mâchoire du mâle, sur-

montée d'un crin beaucoup plus long que celui du tibia. Ce groupe comprend dans notre faune les *L. monachus* E. S., *frigidus* TH., *expunctus* CAMBR. *pulcher* KULCZ, *ignavus* E. S. *Midas* E. S. Il est remarquable que ce soit près de ces espèces, caractéristiques de nos plus hautes altitudes, que viennent se placer le *L. biseriatus* et sa variété *infans*, capturés dans la zone alpine du Kénya, de même que le *L. tropicalis* TULLGR. rapporté par SJÖSTEDL du Kilimandjaro[1].

Bien que la relation entre les caractères propres à ces différentes espèces et le milieu particulier dans lequel elles vivent ne nous apparaisse pas clairement, on peut néanmoins considérer ces caractères comme la manifestation extérieure de modifications internes profondes, imposées par la vie alpine. Et comme, par leur organe reproducteur notamment, ce groupe a les plus grandes affinités avec le genre *Bolyphantes*, on peut se demander s'il ne faut pas voir dans ces *Leptyphantes* alpestres des formes, détachées du phylum *Bolyphantes*, et ayant acquis, par convergence, une série de caractères communs.

Familia **CLUBIONIDÆ**

21. **Berlandia tenebricola** nov. sp.

TYPE DE L'ESPÈCE. — Grotte C du Kulumuzi, près Kyomoni, district et province de Tanga (Afrique orientale) (16. IV. 12), nº 536.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ. — 1 ♂ adulte (type), 1 ♀ jeune de même provenance. 1 ♀ jeune de la grotte A du Kulumuzi (16. IV. 12), nº 534.

DESCRIPTION. — ♂ : *Longueur* 10 mm. — *Céphalothorax* fauve testacé, bordé d'une fine ligne noire ; sa partie céphalique légèrement rembrunie en avant, la thoracique marquée de lignes brunâtres vagues, radiantes, très abrégées ; densément garni de pubescence blanchâtre sauf dans la région oculaire ornée de quelques poils orangers. — *Bandeau* pourvu à la marge de poils blancs plus longs. — *Yeux* (fig. XI, 1) postérieurs, vus en dessus, presque équidistants, les médians deux fois plus petits que les latéraux, les quatre yeux médians presque égaux (les antérieurs à peine plus gros que les postérieurs. — *Abdomen* un peu plus long que large, arrondi en avant, graduellement dilaté en arrière et obtus de chaque côté, en dessus fauve testacé, parsemé de petits points bruns ou noirs et revêtu

1. Cette espèce se distingue nettement du *L. biseriatus* par la plaque de l'épigyne plus étroitement et plus longuement pédiculée, et par la présence d'épines aux fémurs postérieurs.

de crins blanchâtres plus longs en arrière ; ventre et filières blanchâtre testacé, presque glabres. — *Chélicères* fauves, lisses, en avant parsemées de soies blanchâtres, cylindriques et assez longues ; leur marge inférieure armée de trois dents, aiguës, subégales, suivies de deux dents beaucoup plus petites ; leur marge supérieure armée de trois dents très reculées, les deux premières contiguës l'une à l'autre, et inégales. — *Pièces buccales* et *sternum* blanchâtres, sauf la pièce labiale rembrunie. — *Pattes ambulatoires* blanchâtres testacé avec les fémurs, patellas et tibias tachés de noirâtre et sub-annelés ; les métatarses et tarses fins rembrunis ; tibias antérieurs armés en dessous de 8-8 épines, métatarses de 4-4 épines semblables, et de chaque côté de quelques épines latérales plus petites. — *Pattes-mâchoires* (fig. XI, 2) fauve testacé avec le tarse rembruni, presque noir ; fémur presque droit, armé de deux épines supères, au côté interne d'une seule épine, au côté externe, un peu avant le milieu, d'une faible saillie, très densément spinuleuse ; patella un peu plus longue que large, convexe, un peu ovale, pourvue d'une fine épine supéro-apicale et d'une épine interne semblable ; tibia environ de même longueur que la patella, mais plus étroit, armé vers la base d'un verticille de quatre épines, et d'une très grosse apophyse externe, rouge, lisse et glabre, légèrement atténuée, très obtuse et un peu arquée en dessous, en dessus creusée en gouttière et bordée de noir ; tarse médiocre, plus court que la patella et le tibia réunis, assez étroit, ovale et obtus, vu en dessus droit au côté externe, un peu dilaté à l'interne. — *Bulbe* pourvu d'une très grosse apophyse, sur la face externe chitinisée et rouge, sur l'interne fortement excavée et membraneuse, et, près de l'extrémité, d'une seconde apophyse plus petite blanchâtre, droite et dirigée en dedans, grêle, mais dilatée à l'extrémité et spatuliforme.

FIG. XI. *Berlandia tenebricola* nov. sp. : 1, aire oculaire × 11. — 2, patte-mâchoire droite du ♂ × 11.

Rapports et différences. — Ce genre, décrit tout récemment par de Lessert **(1921)** pour une espèce rapportée par Sjöstedt de Mombo (*Berlandia longipes* de Less); offre quelque analogie avec le genre *Prepotelus*, Thomiside aberrant du groupe des *Stephanopsis* ; mais il est en réalité très voisin du g. *Pandercetes*, qui occupe lui-même une place un peu à part dans le groupe des *Heteropoda*. Il s'en distingue principalement par la disposition du groupe oculaire et l'armature des chélicères.

22. **Ctenus...** sp. ?

Grotte A de Shimoni, prov. de Seyidié (Afrique orientale anglaise (9. XI. 11), n° 532 : 2 jeunes individus spécifiquement indéterminables.

Familia **AGELENIDÆ**

23. Malthonica africana, n. sp.

Type de l'espèce. — Grotte de Campbell, zone alpine du Kénya N. O. ; district de Nyéré, prov. du Kénya (Afrique orientale anglaise) (28. I. 12), n° 542 : 2 femelles adultes. — Echantillons-types.

Description. — ♀ *Longueur* 5 mm. 5. — *Coloration* semblable à celle de l'espèce-type du genre (*M. lusitanica* E. S.) sauf : sternum et céphalothorax moins rembrunis dans la partie thoracique, celui-ci dépourvu de la bande fauve longitudinale médiane. — *Céphalothorax* (fig. XII, 1) graduellement rétréci dans la partie céphalique, et lentement déclive dans la partie thoracique, cette dernière pourvue d'une strie médiane longitudinale se prolongeant presque jusqu'au bord postérieur. — *Yeux* en deux lignes procurvées, la première plus faiblement que la seconde ; yeux médians antérieurs contigus aux latéraux antérieurs et trois fois plus petits que ces derniers, séparés entre eux par un intervalle presque égal à leur diamètre; les latéraux des deux lignes contigus, les antérieurs un peu plus gros ; les médians postérieurs séparés entre eux par un intervalle presque égal à leur diamètre, et des latéraux postérieurs, à peine plus petits, par un intervalle égal à leur rayon ; groupe des yeux médians un peu plus long que large. — *Bandeau* de même hauteur que les yeux latéraux antérieurs. — *Chélicères* armées à la marge inférieure de cinq dents distales contiguës, la deuxième la plus forte, les deux dernières granuliformes ; marge supérieure armée de trois dents proximales contiguës, la médiane très forte, la dernière se continuant par une carène peu

saillante accompagnant la chélicère jusqu'à la base. — *Patte-mâchoire* avec seulement deux épines en dessus au fémur. — *Pattes-ambulatoires* avec le tibia de la première paire muni de 2-2 épines en dessous. — *Filières* semblables à celles du *M. lusitanica*. — *Epigyne* (fig. XII, 2) faiblement convexe, laissant voir, par transparence, les réceptacles séminaux sous la forme de deux tubercules arrondis et juxtaposés et en arrière deux traits obliques noirâtres.

Rapports et différences. — Espèce assez voisine de l'espèce

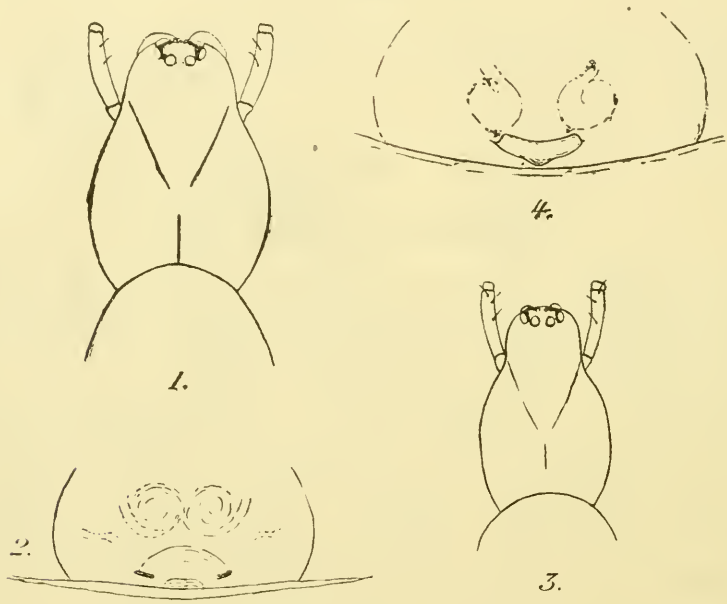


Fig. XII. *Malthonica africana* nov. sp. : 1, céphalothorax vu en dessus × 55. — 2, épigyne vu en dessus × 55. — *Malthonica lusitanica* (E. S.) : 3, céphalothorax vu en dessus × 55. — 4, épigyne vu en dessus × 55.

type du genre : *Mathonica lusitanica* E. S. décrite de Portugal et retrouvée depuis en France dans les Basses-Pyrénées. Le *M. africana* s'en distingue par la forme du céphalothorax qui, chez *M. lusitanica*, est plus brusquement rétréci en avant (fig. XII 3,), par la longueur de la strie thoracique, par les yeux médians plus écartés, par la ligne antérieure moins récurvée, par le bandeau plus haut, par l'armature des tibias antérieurs qui chez *M. lusitanica* ne comporte qu'une seule épine médiane en dessous, et par la structure de l'épigyne (fig. XII, 4).

Le genre *Malthonica* comprend, outre ces deux espèces, le *M. psechrina* (E. S. **1906**) des bas plateaux de l'Himalaya.

24. Hahnia Rouleti de Lessert (1915)

Grotte de Campbell, zone alpine du Kénya N. O., district de Nyéré, prov. du Kénya (Afrique orientale anglaise, (28. I. 12), nº 542 : 2 ♂ et 3 ♀.

Ces individus correspondent à la description de DE LESSERT, mais sont sensiblement plus gros que les échantillons-types, qui provenaient de la zone forestière des pluies du Mérou ; nous ne pensons pas cependant qu'ils puissent en être séparés spécifiquement.

Liste des grottes habitées par des Araignées

AFRIQUE ORIENTALE

Province du Kénya

1. Grotte de Campbell, zone alpine du Kénya N.-O., district de Nyéré. Biosp. nº 542 : *Spermophora minotaura* BERLAND, *Asthenargus inermis* nov. gen. nov. sp., *Leptyphantes biseriatus* nov. sp., *Leptyphantes biseriatus infans* nov., var., *Malthonica africana* nov., sp., *Hahnia Rouleti* DE LESSERT.

Province de Seyidié

2. Grotte A. de Shimoni, district de Shimoni. Biosp. nº 532 : *Hœmilla tanganensis* nov. sp., *Pholcus lucifugus* nov. sp. (var.). — Entrée de la grotte, tamisage, nº 532 A : *Oonops* jeunes, *Kijabe paradoxa* BERLAND, *Dysderina granulosa* nov. sp. *Gamasomorpha Berlandi* nov. sp., *Gamasomorpha Kulczynskii* BERLAND, *Hybosida scabra* nov. sp., *Cydrella albopilosa* nov. sp., *Hexablemma cataphractum* BERLAND, *Leptyptantes perexiguus* nov. sp., *Ctenus* jeune.

Province de Tanga

3. Grotte A. Biosp. nº 534 : *Pholcus lucifugus* nov. sp., *Berlandia cavernicola* nov. sp.

4. Grotte B. Biosp. nº 535 : *Hœmilla tangenensis* nov. sp., *Pholcus lucifugus* nov. sp.

5. Grotte C. Biosp. nº 536 : *Dresserus elongatus* Tullg.... ? *Apneumonella oculata* FAGE, *Blanionops patellaris* nov. gen. nov. sp., *Pholcus lucifugus* nov. sp., *Berlandia cavernicola* nov. sp.

Ile de Zanzibar

6. Grotte de Haitjwa, district de Mwéra. Biosp. nº 537 : *Uloborus geniculatus* OLIV., *Hœmilla tanganensis* nov. sp., *Loxosceles* jeune, *Pholus lucifugus* nov. sp.

7. Grotte de Magapwani, district de Mkokotoni. Biosp., nº 541 : *Pholcus lucifugus* nov. sp.

Liste des numéros de matériel avec énumération des espèces récoltées.

532. — *Hœmilla tanganensis* nov. sp.
— — *Pholcus lucifugus* nov. sp. (var.)
532A. — *Oonops* jeunes.
— — *Kijabe paradoxa* Berland.
— — *Dysderina granulosa* nov. sp.
— — *Gamasomorpha Berlandi* nov. sp.
— — *Gamasomorpha Kulczynskii* Berland.
— — *Hybosida scabra* nov. sp.
— — *Cydrella albopilosa* nov. sp.
— — *Hexablemma cataphractum* Berland.
— — *Leptyphantes perexiguus* nov. sp.
— — *Ctenus* jeune.
534. — *Pholcus. lucifugus* nov. sp.
— — *Berlandia cavernicola* nov. sp.
535. — *Hœmilla tanganensis* nov. sp.
— — *Pholcus lucifugus* nov. sp
536. — *Dresserus elongatus* Tullg.?
— — *Apneumonella oculata* Fage.
— — *Blanionops patellaris* nov. gen. nov. sp.
— — *Pholcus lucifugus* nov. sp.
— — *Berlandia cavernicola* nov. sp.
537. — *Uloborus geniculatus* Olio.
— — *Hœmilla tanganensis* nov. sp.
— — *Loxosceles* jeunes.
— — *Pholcus lucifugus* nov sp.
541. — *Pholcus lucifugus* nov. sp.
542. — *Spermophora minotaura* Berland.
— — *Asthenargus inermis* nov. gen. nov. sp.
— — *Leptyphantes biseriatus* nov. sp.
— — *Leptyphantes birisetarus infans* nov. var.
— — *Malthonica africana* nov. sp
— — *Hahnia Rouleti* de Lessert.

Index alphabétique des espèces avec leur numéro de matériel.

albopilosa (Cydrella), n° 532 A..... 538
africana (Malthonica), n° 542..... 551
Berlandi (Gamasomorpha), n° 532 A..... 535
biseriatus (Leptyphantes), n° 542..... 547
cataphractum (Hexablemma), n° 532 A..... 542
elongatus (Dresserus)? n° 536..... 527
geniculatus (Uloborus), n° 537..... 525
granulosa (Dysderina), n° 532 A..... 534
inermis (Asthenargus), n° 542..... 544
infans (Leptyphantes biseriatus), n° 542..... 548
Kulczynskii (Gamasomorpha), n° 532 A..... 536
lucifugus (Pholcus) nos 534, 535, 536, 537 et 541 539
lucifugus (var. Pholius), n° 532..... 540
minotaura (Spermophora), n° 542..... 542
oculata (Apneumonella), n° 536..... 528
paradoxa (Kijabe), n° 532 A..... 534
patellaris (Blanionops), n° 536..... 531
perexiguus (Leptyphantes), n° 532 A..... 545
Rouleti (Hahnia), n° 542..... 553
scabra (Hybosida). n° 532 A..... 536
sp. (Ctenus), n° 532 A..... 551
sp. (Loxosceles), n° 537..... 528
sp. (Oonops), n° 532 A..... 533
tanganensis (Hœmilla), nos 532, 535 et 537... 526
tenebricola (Berlandia), nos 534 et 536..... 549

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1914. Alluaud (Ch.) et Jeannel (R.). Grottes de l'Afrique orientale. (*Arch. Zool., expér. et génér.* T. LIII, p. 363 à 385.)

1914. Berland (L.). *Araneæ* (1re partie) *in* Voyage de Ch. Alluaud et R. Jeannel en Afrique orientale (1911-1912). Résultats scientifiques. (*Arachnida*, III, p. 37-94. Paris, L. Lhomme).

1920. Berland (L.). *Araneæ* (2e partie) *in* Voyage de Ch. Alluaud et R. Jeannel en Afrique orientale (1911-1912). Résultats scientifiques. (*Arachnida*, IV, p. 95-180. Paris, L. Lhomme).

1913. Fage (Louis). Études sur les Araignées carvernicoles. II. Revision der *Leptonetidæ*. (*Arch. zool. expér. et génér.* T. X.)

1921. Fage (L.). Sur quelques Araignées apneumones. (*C. R. Ac. Sc.* Paris, T. CLXXII, p. 160.)

1915. Lessert (R. de). Araignées du Kilimandjaro et du Mérou. (*Revue Suisse de Zoologie*, Vol. XIII, n° 11.)

1921. Lessert (R. de) id. Vol. XXVIII, n° 17.

1897. Simon (E.). (*Ann. Soc. ent. France*, p. 374.)

1906. Simon (E.). Voyage de M. Maurice Maindron dans l'Inde méridionale, 8e mémoire. *Arachnides* (2e partie). (Paris, *Ann. soc. ent.* T. LXXV, p. 279.)

1907. Simon (E.). Etude sur les Araignées de la sous-section des Haplogynes. (Bruxelles, *Ann. soc. ent. Belgique*, T. LI, p. 246.)

1913. Strand (E.). Arachnida I *in*: Wissenschaftliche Ergebnisse der Deutschen Zental-Afrika-Expedition 1907-1908. (Bd. IV. *Zool. II. Lief* 11, p. 325, *Leipzig.*)

1910. Tullgren (A.). *Araneæ. in* Vissenschaftliche Ergebnisse der schwedischen zoologischen Expedition nach dem Kilimandjaro, dem Merou un den ungebenden Massaisteppen. Deutsch. Ostafrikas 1905-1906. unter Leitung von, Prof. Docteur Yngve Sjöstedt. (Bd. III Abt. 20, p. 85, Stockholm.)

ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE
Tome 60, p. 557 à 592.
15 Mars 1922

BIOSPEOLOGICA

XLV [1]

SILPHIDAE LEPTININAE

(COLÉOPTÈRES)

(PREMIÈRE SÉRIE)

ET

Morphologie comparée du *Leptinus testaceus* Müll. et du *Platypsyllus castoris* Rits.

PAR LE

Dr R. JEANNEL

Sous-Directeur de l'Institut de Spéologie de Cluj (Roumanie).

SOMMAIRE

INTRODUCTION 558
I. LES LEPTINIDES DE LA COLLECTION BIOSPEOLOGICA (1re série) 559
Leptinus testaceus Müll. (p. 559). — Ethologie du *L. testaceus* (p. 560).
II. MORPHOLOGIE COMPARÉE DU *Leptinus testaceus* Müll. ET DU *Platypsyllus castoris* Rits 562
A. Caractères du *Leptinus testaceus* Müll. (p. 562).
B. Caractères du *Platypsyllus castoris* Rits. (p. 569).
C. Signification des caractères du *Leptinus* et du *Platypsyllus* (p. 577). — 1° Caractères parasitaires communs au *Leptinus* et au *Platypsyllus* (p. 577). — 2° Caractères d'adaptation au milieu souterrain chez le *Leptinus* (p. 580). — 3° Adaptations au milieu aquatique chez le *Platypsyllus* (p. 580). — 4° Caractères de filiation du *Leptinus* et du *Platypsyllus* (p. 582).
III. CONCLUSIONS SYSTÉMATIQUES 584
Subfam. LEPTININAE, sensu nov. (p. 585).
Gen. *Leptinillus* Horn (p. 585) ; *L. validus* Horn (p. 586). — Gen. *Leptinus* Müll. (p. 586). ; *L. testaceus* Müll. (p. 586) ; *L. seriatus* Dod. (p. 587) ; *L. Vaulogeri*, n. sp. (p. 587). — Gen. *Platypsyllus* Rits. (p. 589) ; *P. castoris* Rits. (p. 590).
INDEX BIBLIOGRAPHIQUE 590

1. Voir pour BIOSPEOLOGICA I à XLIV ces ARCHIVES, tomes VI, VII, VIII et IX de la 4e série, tomes I, II, IV, V, VI, VII, VIII, IX et X de la 5e série et tomes 52, 53, 54, 55, 56, 57, 58, 59 et 60.

AVANT-PROPOS

En fait, le présent Mémoire ne traite que d'une seule espèce des collections Biospeologica, le *Leptinus testaceus* Müll. Mais l'intérêt de ce curieux Coléoptère me semble tel qu'il mérite bien cette étude spéciale.

Tout d'abord le *Leptinus* est un Xénophile étroitement spécialisé et inféodé à certaines espèces de petits Mammifères ; il est même un Ectoparasite à certains moments de son existence. Comme on le trouve assez régulièrement errant en liberté sur le sol des cavernes, d'intéressants problèmes écologiques se trouvent posés de ce fait.

D'autre part, malgré les nombreuses études morphologiques dont le *Leptinus* a été l'objet, il me semble que ses caractères étranges méritent encore un examen critique, surtout si on éclaire cet examen par une étude comparative du *Platypsyllus castoris* Rits., lui-même ectoparasite des Castors.

Les genres *Leptinus* Müll., *Leptinillus* Horn et *Platypsyllus* Rits. sont rangés par les auteurs récents (cf. L. Ganglbauer, **1899**, p. 261 et 264) dans deux petites familles distinctes, *Leptinidae* et *Platypsyllidae*, qui seraient voisines des *Clambidae*. Il n'y a rien en réalité qui justifie cette manière de voir et l'étude comparative du *Leptinus* avec le *Platypsyllus* montre sans aucun doute que tous deux sont des *Silphidae* et qu'il est même possible de fixer avec assez de précision leur position systématique dans cette famille.

Il est certain que si on étudie isolément le *Leptinus testaceus* ou surtout le *Platypsyllus castoris*, on reste assez embarrassé pour établir leurs rapports phylogéniques avec tel ou tel groupe des *Staphylinoidae*. On comprend même à la rigueur que Westwood (**1874**) ait pu se laisser égarer au point de créer pour le *Platypsyllus* l'ordre spécial des *Achreioptera*. C'est que chez cet ectoparasite, très ancien comme le prouve sa distribution, et très profondément modifié et spécialisé, les caractères de filiation sont difficiles à reconnaître, par suite de l'atrophie des pièces buccales et même des pattes, ou parce qu'ils sont masqués par les extraordinaires caractères néogénétiques résultant de la vie parasitaire menée depuis si longtemps.

Mais si l'on pousse parallèlement l'étude du *Platypsyllus* avec celle du *Leptinus*, le problème s'éclaire singulièrement.

Nous verrons que le *Leptinus* est aussi un Ectoparasite très ancien,

mais beaucoup moins spécialisé, peut-être parce qu'il mène une partie de son existence à l'état libre, alors que le *Platypsyllus* passe toute sa vie et se reproduit dans la fourrure du Castor. Les caractères adaptatifs du *Leptinus* sont donc souvent des ébauches des transformations singulières subies par le *Platypsyllus*. D'autre part, il est possible de découvrir un certain nombre de caractères fondamentaux communs aux deux types et les affinités du *Platypsyllus* avec les Leptinides ne sauraient faire de doute.

Il en résulte que pour être complète et féconde, l'étude du *Leptinus* doit être accompagnée de celle du *Platypsyllus*. D'une part, les caractères de filiation encore faciles à apprécier chez le premier éclaireront la phylogénèse du second, et, d'autre part, les adaptations néogénétiques si prononcées du *Platypsyllus* feront souvent comprendre les caractères analogues existant moins développés chez le *Leptinus*. La mise en évidence des caractères silphidiens de celui-ci aura pour corollaire de bien fixer la position systématique de celui-là.

I. Les *Leptinus* de la collection Biospeologica

(1re série)

Cette série comprend le matériel recueilli dans les grottes décrites dans les six premières séries d'« Enumérations ».

Gen. **LEPTINUS** P.-W. Müller.

Leptinus testaceus P.-W. Müller.

Département de l'Aude (*France*). — Grotte d'Artigues-Vieilles, comm. de Coudons, canton de Quillan (9 IX-12), n° 546, un mâle et une femelle.

Grotte de Limouzis, comm. de Limouzis, canton de Conques (24 XI-13), n° 724, un mâle.

Département de la Drôme (*France*). — Grotte de Ferrières, comm. et canton de La Chapelle-en-Vercors (2 IV-11), n° 427, un mâle ; (14 V-12), n° 569, un individu.

Département du Gard (*France*). — Baume de Gour, comm. de Pompignan, canton de Saint-Hippolyte-du-Fort (1 I-14), n° 744, un mâle.

Baume des Italiens, comm. de Méjeannes-le-Clap, canton de Barjac (5 I-14), n° 749, une femelle.

Département des Hautes-Pyrénées (*France*). — Grotte du Moumouch, comm. de Nistos, canton de Saint-Laurent-de-Neste (19 IX-12), n° 563, deux mâles.

Département des Pyrénées-Orientales (*France*). — Grotte de Velmanya, comm. de Velmanya, canton de Vinça (10 I-10), n° 339, une femelle.

Département du Tarn (*France*). — Grotte des Trois Cloches, comm. de Penne-du-Tarn, canton de Vaour (30 XII-12), n° 598, un mâle.

Département du Tarn-et-Garonne (*France*). — Grotte de Paxole, comm. de Bruniquel, canton de Montclar (29 XII-12), n° 596, un mâle et une femelle.

Le *Leptinus testaceus* se prend parfois dans les feuilles mortes, sous les troncs d'arbres, mais, comme nous le verrons plus loin, plus régulièrement dans les nids des Rats ou même dans ceux des Hyménoptères. On le rencontre assez souvent, çà et là, dans les grottes par individus isolés. On le trouve toujours errant sur le sol d'une démarche claudicante et maladroite. Nombreuses sont les grottes où il a été recueilli, mais il en est où on le trouve presque régulièrement à chaque visite (grotte de Ferrières) et d'autres même, comme la grotte des Orcières (A. Magnin, **1899**, p. 54), dans le département du Doubs, où il est possible de l'attirer en nombre par des appâts (Jeannel et Racovitza, **1918**, p. 369).

Sa distribution géographique est très vaste. D'après les auteurs, il est répandu dans l'Europe moyenne, au Caucase, dans l'Europe occidentale jusqu'aux Pyrénées, aux Iles Britanniques et en Suède, ainsi que dans l'Amérique du Nord. J'en ai sous les yeux des individus provenant des grottes de Carniole et un venant de la Mammoth cave, dans le Kentucky, qui tous sont identiques à ceux de notre matériel.

On peut observer qu'aucun *Leptinus* n'a été recueilli dans les nombreuses grottes d'Espagne visitées en toutes saisons par nous-même ou nos collaborateurs. Cela s'explique, sachant, comme nous le verrons plus loin, que le *Leptinus testaceus* est inféodé à certains Rongeurs (*Evotomys glareolus* Schreb., *Arvicola terrestris* L.) qui font défaut dans la faune ibérique. Mais s'il est exact que le *L. testaceus* vive également avec le Mulot et la Musaraigne, il pourrait dans ce cas être trouvé dans le nord de la péninsule.

Ethologie du *Leptinus testaceus* Müll. — Tout d'abord le *Leptinus* a été considéré comme un ectoparasite des Musaraignes. En effet Waga (**1857**, p. 125) rapporte l'avoir observé sur la Musaraigne Carrelet (*Sorex*

araneus L.), en Pologne, fixé profondément entre les poils, près de l'anus.

Puis il a été recueilli en nombre dans des nids de Vespides et de *Bombus* (H. S. Gorham, **1869**, p. 89). Eichhoff (**1866**), explorant 27 nids de *Bombus terrestris*, y avait trouvé 24 fois des *Leptinus* et jusqu'à 20 à 30 individus assemblés dans le même nid. Aussi P. Lesne (**1896**, p. 162), dans une note définissant la « Phorésie », a-t-il pu supposer que le *Leptinus* doit vivre à tous ses états dans les nids d'Hyménoptères et être transporté d'un nid à l'autre à certaines époques de l'année, par les petits Mammifères friands du miel et du couvain.

E. Olivier (**1909**, p. 115) confirma l'existence du *Leptinus testaceus* avec la Musaraigne Carrelet, à Besançon. Il dit bien qu'on le trouve dans la fourrure de la Musaraigne, mais les termes de sa note sont tels qu'il semble bien répéter cette assertion d'après Waga et n'avoir jamais lui-même recueilli le *Leptinus* ailleurs que dans le nid des *Sorex*.

D'après L. Falcoz (**1914**, p. 140), le *Leptinus* est un Pholéophile et aurait été trouvé dans les nids de diverses espèces d'Insectivores ou de Rongeurs :

1° la Taupe, en France (Mascaraux, Sainte-Claire-Deville) et en Angleterre (Bedwell, Champion) ;

2° la Musaraigne, en Pologne (Waga) et en France (E. Olivier) ;

3° le Campagnol (*Microtus agrestis* L.) en Hollande (Heselhaus) et en France (Léveillé) ;

4° le Mulot (*Mus silvaticus* L.) en Angleterre (Ellison) et en Hollande (Heselhaus).

Il doute que le *Leptinus* soit, à proprement parler, un Parasite et pense qu'il est un commensal de ces Animaux. C'est à cette opinion que je m'étais rallié (**1918**, p. 369), ne pouvant connaître à cette date les observations de F. Ruschkamp (**1914**, p. 139) publiées en Allemagne pendant la guerre.

Cet auteur a déterré un très grand nombre de nids de Rats dans les environs de Hambourg et y à régulièrement trouvé des *Leptinus*, souvent même en grand nombre et grouillant littéralement par 50 ou 60 individus dans le même nid. Dans cette localité où le *Leptinus* était si abondant dans les nids des Rats, Ruschkamp a eu l'idée de chercher à les attirer par des appâts appropriés. Il s'est servi pour cela de pièges amorcés avec des Rats soigneusement débarrassés au préalable de tous leurs parasites. Il aurait réussi de la sorte, à attirer le *Leptinus* avec des cadavres de Rats encore chauds ou même avec un Rat vivant. Mais jamais des cadavres de Rats déjà refroidis n'ont donné le moindre résultat.

De la longue série de ses observations, Ruschkamp conclut que *Leptinus* est bien un hôte régulier des nids des Rats. L'espèce chez laquelle il se rencontre le plus fréquemment est l'*Evotomys glareolus* Schreb. ; mais le Rat d'eau, *Arvicola terrestris amphibius* L., et le Mulot, *Mus silvaticus* L., sont encore pour lui des hôtes normaux. Quant à la Taupe, Ruschkamp affirme avoir exploré sans succès des centaines de nids de cet Insectivore et il est d'avis que les captures du *Leptinus* dans ses nids ou ses galeries sont des rencontres accidentelles d'individus égarés.

Il est donc acquis que le *Leptinus testaceus* vit normalement dans les nids des Rongeurs énumérés ci-dessus. Il est probable en outre qu'il vit de même avec la Musaraigne (*Sorex araneus* L.). Mais après avoir étudié en détail sa morphologie et constaté la remarquable spécialisation de sa bouche, il est difficile de ne pas voir en lui un véritable Ectoparasite ; Ectoparasite temporaire, il est vrai, car il n'est pas douteux qu'il quitte l'hôte pendant la majeure partie de son existence.

En tous cas de nouvelles observations seraient à faire. Il sera nécessaire tout d'abord de savoir si le *Leptinus* des nids de *Bombus* est bien la même espèce que le *L. testaceus* Müll. des nids de Rongeurs. Dans l'affirmative, il serait intéressant de savoir s'il est bien exact que les *Leptinus* se font « porter » par les Rats, chez les Bourdons.

D'autre part, la présence régulière du *Leptinus* dans les cavernes est encore loin d'être expliquée. Ces *Leptinus* cavernicoles sont-ils des individus « portés » et perdus accidentellement par leurs hôtes? Des Rats pénètrent fort loin dans les grottes et nous n'avons encore aucune information sur leur identité. Des recherches spéciales devront être faites en vue d'avoir la solution de cet intéressant problème.

II. Morphologie comparée du *Leptinus testaceus* Müll. et du *Platypsyllus castoris* Rits.

A. Caractères du *Leptinus testaceus* Müll.

Long. 2 à 2,2 mm. L'aplatissement considérable du corps doit être en rapport avec le genre de vie spécial du *Leptinus* ; certaines des modifications particulières des organes, comme la petitesse des hanches antérieures par exemple, sont en corrélation avec cet aplatissement.

Les téguments sont dépigmentés. Toute la face dorsale du corps est

couverte de points portant chacun une petite épine courte et couchée en arrière, absolument appliquée contre le tégument ; ces points sont alignés en travers sur le pronotum, formant presque des strioles transversales, comme celles des *Ptomaphagus*. Sur les élytres leur disposition est irrégulière. Des rangs longitudinaux de soies dressées hérissent la région apicale.

La forme de la tête est très caractéristique (fig. 3). Du côté dorsal il existe une sorte de bouclier semi-circulaire très plat, sur le même

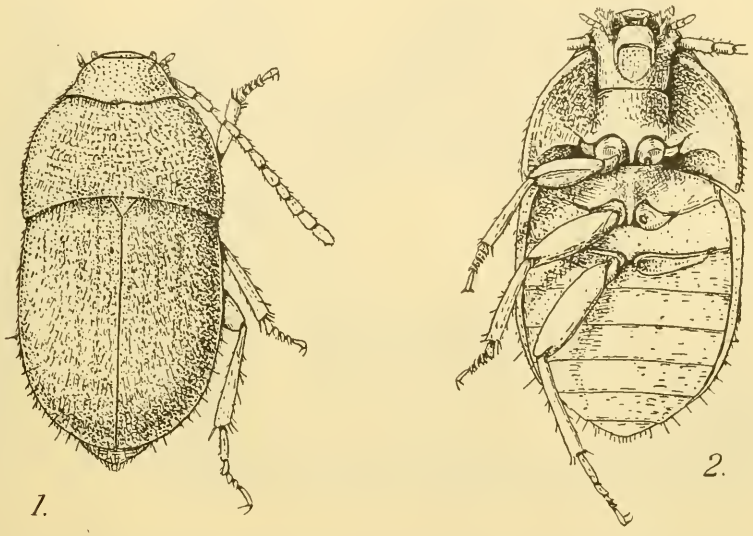


Fig. 1 et 2. *Leptinus testaceus* Müll. — Fig. 1. Mâle, de la grotte du Moumouch, face dorsale, × 26.
Fig 2. Le même, face ventrale, × 26.

plan que le pronotum. Les angles latéraux sont très aigus et ne portent pas d'yeux. Le bord antérieur, tronqué, du bouclier s'articule avec le labre lisse, brillant, en forme de fuseau transverse (fig. 3, *a*.) entièrement articulé et mobile. Latéralement se voient sur les côtés du front deux traits obliques marquant la place de la soudure de l'épistome. Le bord postérieur du bouclier céphalique enfin est échancré sur la ligne médiane et est bordé sur toute son étendue par une frange de poils dirigés à plat en arrière. Du côté ventral la tête forme une saillie cylindrique longitudinale, articulée sur une saillie de forme semblable du prosternum et encastrée dans le bord antérieur du pronotum de façon que la tête est absolument immobilisée (fig. 2). Mentum et submentum sont bien distincts.

Les antennes (fig. 4 et 5) s'articulent sous les bords latéraux du front,

en avant des angles temporaux, comme chez tous les Silphides. Elles sont longues, grêles, mais absolument bâties sur le type des antennes des *Catops*. Elles sont formées de 11 articles, dont les articles VII, IX, X et XI sont épaissis et le VIII est plus étroit que ses voisins. Les antennes grêles du *Leptinus* ont donc été primitivement des antennes à massue interrompue comme celles d'un *Catops* et ont subi à peu près les mêmes modifications évolutives qu'on observe chez les *Bathysciinae* cavernicoles.

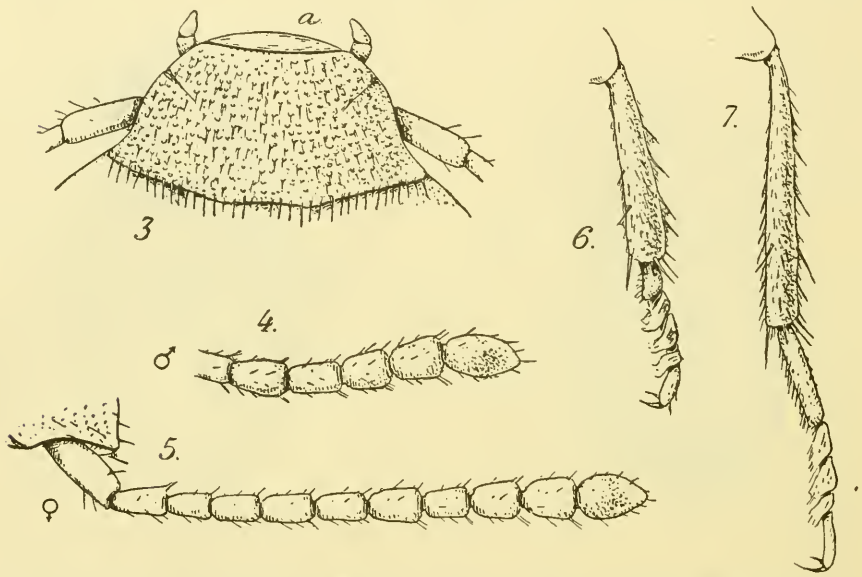


Fig. 3-7 *Leptinus testaceus* Müll. — Fig. 3. Bouclier céphalique d'un mâle, de la grotte du Moumouch, × 64 ; *a*, labre. — Fig. 4. Sommet de l'antenne gauche du même, × 64. — Fig. 5. Antenne gauche d'une femelle de la grotte d'Artigues-Vieilles, × 64. — Fig. 6. Tibia et tarse intermédiaires droits, de la même, × 64. — Fig. 7. Tibia et tarse postérieurs droits, de la même, × 64.

Comme chez les *Catops* il existe dans le sommet des articles VII, IX et X deux petites vésicules olfactives ; on sait qu'il n'existe seulement qu'une vésicule dans le sommet de l'article VII chez les *Bathysciinae* (Jeannel, **1911**, p. 14).

Le labre (fig. 3 et 8), auquel il a déjà été fait allusion ci-dessus, possède une forme très spéciale que nous retrouverons identique chez *Platypsyllus*. Il est vraisemblable que cette forme du labre doit être en rapport avec le mode d'alimentation particulier.

Les mandibules du *Leptinus* n'avaient pas encore été décrites. Il est vrai que sans la loupe binoculaire ni les procédés modernes de dissection fine, il doit être excessivement difficile de les apercevoir ; Ganglbauer

lui-même (**1899**, p. 262) avoue n'avoir pas pu les découvrir. Elles sont très petites (fig. 10), peu chitinisées, de forme triangulaire, courtes. Leur bord externe est épaissi et constitue une véritable pièce indépendante ; le bord interne présente à la base une petite mola tuberculée et en avant d'elle une lame masticatrice frangée de cils. Au sommet la lame masticatrice ciliée s'insinue entre deux apophyses apicales de la pièce externe (fig. 11) ; l'apophyse dorsale porte deux soies, l'apophyse ventrale se pro-

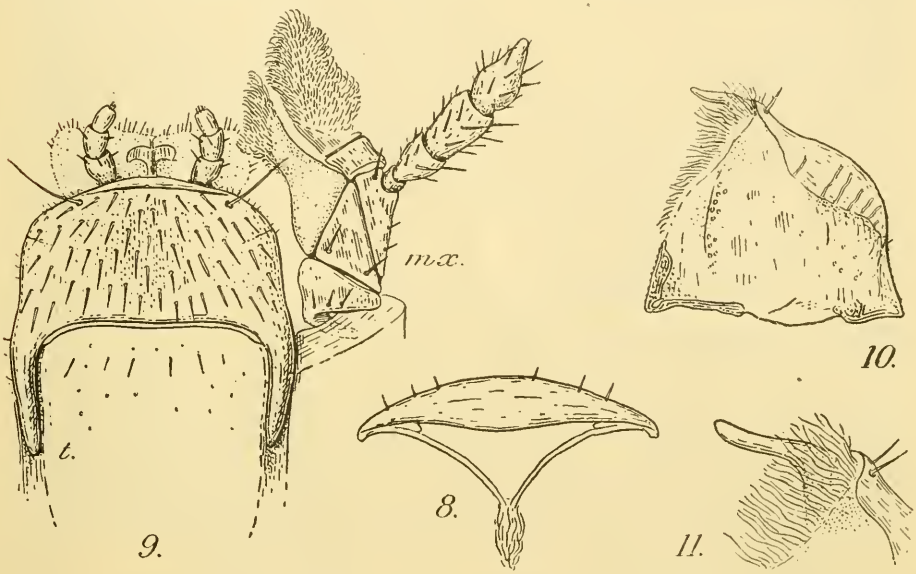


Fig. 8-11. *Leptinus testaceus* Müll. — Fig. 8. Labre, avec son épipharynx, d'un mâle de la grotte d'Artigues-Vieilles, × 75. — Fig. 9. Labium et maxille gauche, face ventrale, du même, × 75 ; *mx*, maxille, *t.*, tiges cylindriques du labium. — Fig. 10. Mandibule droite, face dorsale, du même, × 150. — Fig. 11. Sommet de la même mandibule, × 280.

longe par une longue dent recourbée en dedans. Les deux mandibules sont semblables. En somme cette mandibule du *Leptinus* est une mandibule typique de Silphide (cf. Jeannel, **1911**, p. 17), dont le sommet est atrophié. Les mandibules du *Leptinillus validus* G.-H. Horn (**1882**, p. 113) auraient la même structure.

Maxilles assez spécialisées (fig. 9, *mx*). Le stipe est court et épais ; les lames sont bien développées, la lame externe étant, comme il est de règle, plus longue que la lame interne. La lame externe est portée sur un basal indépendant ; elle est arrondie et entièrement recouverte de cils crochus recourbés en dedans. La lame interne ne possède ni lame masticatrice, ni dent apicale, ni épines comme chez les autres Silphides sapro-

phages (cf. JEANNEL, **1911**, p. 19) ; comme la lame externe, elle est hérissée de cils crochus. Il s'agit évidemment là d'une spécialisation alimentaire.

Le palpe maxillaire du *Leptinus* enfin est fort intéressant. Il est formé de trois articles, sans compter le palpigère, comme chez tous les Silphides. Le premier article est conique, épaissi, le deuxième presque cylindrique, aussi large que le sommet du premier, le troisième est ovoïde ou plutôt pyriforme, aussi large et aussi long que le deuxième. Nous verrons que ce palpe du *Leptinus* diffère notablement de celui du *Platypsyllus*. Il est bien différent aussi du palpe renflé, ce dernier article subulé des *Bathysciinae* (JEANNEL, **1911**, p. 19) ou des *Catops*. C'est plutôt avec le palpe des *Silphinae* dont le dernier article est ovalaire et particulièrement avec celui des *Agyrtodes* et *Dasypelates* sud-américains, dont le dernier article est égal au précédent, que le palpe du *Leptinus* présente le plus d'affinités.

Labium (fig. 9) de forme aberrante. Au lieu d'être trapézoïde, comme chez les *Bathysciinae* par exemple (JEANNEL, **1911**, p. 21), il est transverse, arrondi en avant, prolongé en arrière à chacun des angles postérieurs par une tige cylindrique, un peu aplatie, reposant dans une gouttière du menton. Ces tiges immobilisent le labium et empêchent sa flexion sur le menton ; mais elles permettent des mouvements de glissement antéro-postérieur de tout l'organe. Chez le *Platypsyllus* semblable résultat est obtenu, comme nous le verrons, d'une façon différente.

La forme aberrante du labium est le caractère principal sur lequel s'appuient les auteurs pour isoler *Leptinus* dans une famille spéciale. Or, si on compare ce labium avec celui des *Bathysciinae* par exemple (JEANNEL, **1911**, p. 21), on peut constater qu'il n'existe aucune différence fondamentale et que, bien au contraire, en tenant compte des modifications néogénétiques survenues chez *Leptinus*, les deux organes sont absolument superposables.

La languette du *Leptinus* et les palpes labiaux sont tout à fait du même type que ceux des *Bathysciinae* et des *Catopinae*.

La face ventrale du prothorax (fig. 2) présente des caractères spéciaux qui sont des adaptations néogénétiques, comme la forme des hanches et aussi le grand développement de la partie antérieure du prosternum et la saillie hémicylindrique qu'elle fait pour immobiliser la tête. Mais il existe aussi des caractères d'une grande importance phylogénique sur lesquels je ne crois pas qu'on ait encore attiré l'attention. D'abord les

hanches antérieures sont séparées par une apophyse prosternale saillante ; puis les cavités coxales sont ouvertes en arrière et se prolongent en dehors par une large fente entre l'épisterne et l'épimère, fente où apparaît un très gros trochantin transverse (fig. 12). Cavités coxales ouvertes et gros trochantin visible sont des caractères propres à la sous-famille des *Silphinae* ; nous les retrouverons chez le *Platypsyllus*. A cela s'ajoute enfin une forme particulière des hanches antérieures qui sont petites, très peu saillantes, globuleuses et non coniques.

Fig. 12. Hanches et patte antérieure droite du *Leptinus testaceus* Müll., vues par la face antérieure, × 75.

Le mésosternum est court, caréné entre les hanches intermédiaires, sans épisternes distincts ; les épimères mésothoraciques sont soudés au mésosternum et la suture qui les unit est à peine visible. Le métasternum est également court, sans épisternes distincts ; il forme sur la ligne médiane une petite apophyse saillante entre les hanches postérieures. Le mésosternum et le métasternum, de même que les hanches intermédiaires et postérieures ne diffèrent donc fondamentalement pas de ceux des *Bathysciinae* (Cf. Jeannel, **1911**, p. 27).

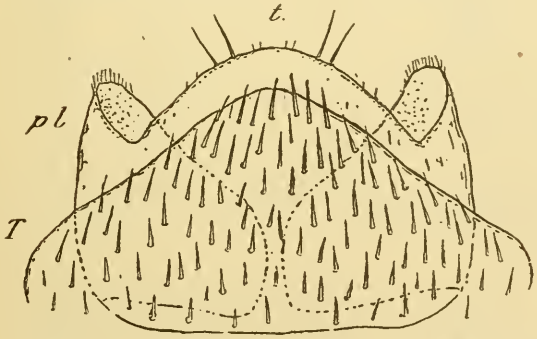


Fig. 13. Segment génital mâle du *Leptinus testaceus* Müll., face dorsale, × 150 ; *T.*, dernier tergite abdominal libre, *t.*, tergite du segment génital, *pl.* pleurites.

Les pattes présentent tous les caractères de celles des *Catopinae* et des *Silphinae* : les fémurs sont renflés, les tibias portent des éperons simples, tous les tarses sont pentamères dans les deux sexes et chez les mâles les trois premiers articles du tarse antérieur sont dilatés et ciliés sur les bords. Le seul caractère spécial des tarses du *Leptinus* est que le quatrième article est bilobé dans les deux sexes.

L'abdomen a six segments ventraux visibles et un seul segment génital rétracté. Chez le mâle, ce segment génital (fig. 13) est conformé comme chez les *Silphinae* et les *Anemadus*. C'est un urite complet formé par un tergite, des pleurites bien développés, pubescents sur leur bord apical, et un sternite membraneux très peu chitinisé.

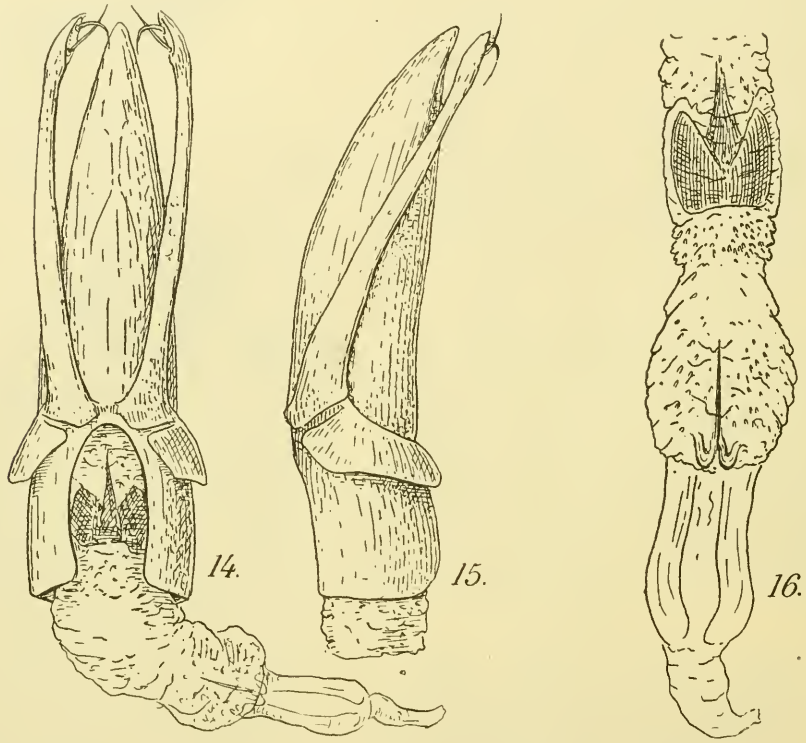


Fig. 14-16. *Leptinus testaceus* Müll. — Fig. 14. Oedeagus d'un exemplaire de la grotte d'Artigues-Vieilles, face dorsale, × 150. — Fig. 15. Le même face, latérale gauche, × 150. — Fig. 16. Base du sac interne du même, face dorsale, × 215.

L'œdeagus enfin (fig. 14 et 16) est du type habituel des *Silphidae*. Le lobe médian est droit, acuminé, non rétréci à sa base ; le tegmen comporte une large pièce basale et deux styles, placés dorsalement, dont le sommet est armé de deux soies, l'une droite, l'autre recourbée. Le sac interne est évaginable, long et très développé, dépassant amplement la base du lobe médian. Il ne possède pas de valvule à proprement parler, mais le conduit éjaculateur se termine par une partie renflée, à parois épaisses, rigides, hyalines, au delà de laquelle le fond du sac interne

porte une petite pièce en forme de stylet. Dans sa région moyenne le sac interne est en outre armé d'une grosse pièce chitineuse trilobée et toute sa surface est couverte de petites dents très nombreuses.

B. Caractères du *Platypsyllus castoris* Rits.

L'étrange *Platypsyllus castoris*, découvert en **1869** par Ritsema sur des Castors américains (*Castor canadensis*) du jardin zoologique de Rotterdam, fut d'abord tenu par cet auteur pour une Puce. Puis Westwood (**1869**) fonda pour lui un ordre nouveau, *Achreioptera*, près des *Mallophaga*. Depuis les travaux de Leconte (**1872**) personne n'a plus hésité à reconnaître que *Platypsyllus* soit bien un Coléoptère, sauf toutefois H. J. Kolbe qui, en **1886**, voulait encore lui assigner sa place parmi les Mallophages !

Mais bien des divergences existent entre les auteurs sur la position systématique qu'il convient de lui donner dans l'ordre des Coléoptères. Lacordaire (**1854**) l'avait bien placé avec le *Leptinus* près des *Silphidae*, mais Seidlitz (**1891**) en fait un Staphylin parce que ses élytres sont courts et L. Ganglbauer (**1899**) le place auprès des Corylophides parce que ses mandibules sont très réduites. Ne voit-on pas cependant qu'il s'agit là de simples convergences? On pourrait aussi bien rapprocher *Platypsyllus* des Gyrinides ou des Parnides à cause de ses antennes ou le colloquer près des Trichoptérygides parce que le développement de son prosternum rappelle celui des *Limulodes*.

En réalité le problème des affinités exactes du *Platypsyllus* n'est pas encore résolu. Si extraordinaire que cela paraisse, on connaît encore fort mal sa morphologie.

Long. 2,2 à 3 mm. La forme générale du corps du *Platypsyllus* a été comparée avec raison à celle d'une petite Blatte. Le contour du corps est elliptique. Les téguments sont très lisses et non mouillables, comme ceux de tous les Coléoptères aquatiques ; ils sont dépigmentés, de coloration testacée très brillante, avec souvent deux petites taches triangulaires brunâtres sur les angles de la tête et deux traits sombres sur le pronotum.

La tête a la même forme générale que celle du *Leptinus*, mais ses angles latéraux sont tronqués. Du côté dorsal elle forme un bouclier semi-circulaire très plat, très éparsement ponctué et avec une impression transverse en forme de V largement ouvert en arrière ; cette impression

est constituée par une rangée de gros points confluents. Le bord antérieur de la tête est formé par une pièce en forme de fuseau transverse, bien isolée, que les auteurs ont prise pour le clypéus ou épistome (L. Ganglbauer, **1899**, p. 265), mais qui est en réalité le labre, semblable à celui du *Leptinus*. En réalité l'épistome est fusionné avec le front et il est possible de s'en rendre compte en comparant la tête du *Platypsyllus* avec celle du *Leptinus*, chez lequel la suture de l'épistome se voit encore sur les côtés. Le bord postérieur du front est lobé latéralement et il porte sur ces lobes un rang de quatre longues soies dirigées en arrière ; entre les lobes le bord du front est garni d'une rangée de grosses épines couchées dans une dépression du bord antérieur du pronotum. Rappelons que chez *Leptinus* il existe déjà un rang de longues soies sur tout le bord postérieur du front et que ce dernier est légèrement échancré au milieu. Les soies du *Leptinus* marquent un stade moins évolué dans la formation du véritable organe spécial constitué par les épines du *Platypsyllus*, qu'il convient de rapprocher des organes semblables développés en différentes parties du corps chez les Ectoparasites et particulièrement chez les Puces.

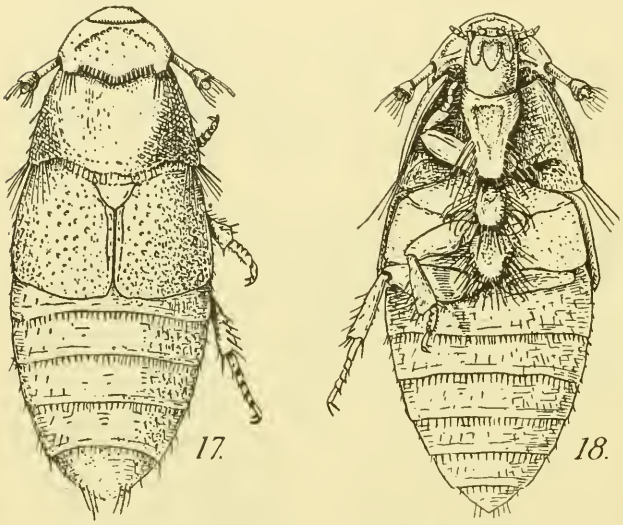


Fig. 17-18. *Platypsyllus castoris* Rits. — Fig. 17. Mâle, des environs d'Avignon, face dorsale, × 26. — Fig. 18. Le même, face ventrale, × 26.

Les antennes sont insérées sous les bords latéraux du front à une place plus rapprochée du bord postérieur du front que chez le *Leptinus*, parce que les angles latéraux du front sont atrophiés. Une petite surface lisse en arrière de l'insertion des antennes marque ce qui a dû être l'emplacement des yeux[1].

1. *Leptinus* et *Platypsyllus* sont tous deux également privés d'yeux. Remarquons en passant que la saillie des angles latéraux du front, qui chez un Silphide oculé n'est pas autre chose qu'une sorte de pédoncule oculaire, semble hypertrophiée chez le premier, alors qu'elle est atrophiée chez le second.

L'antenne du *Platypsyllus* est très spécialisée (fig. 19) ; elle est constituée par trois articles. L'article I est cylindrique, un peu aplati, environ cinq fois aussi long que large ; l'article II est court, largement évasé en corbeille à son extrémité distale ; le bord libre de la corbeille, bien plus saillant du côté dorsal que du côté ventral, est cilié de longues soies. Au centre de la corbeille s'insère l'article III (fig. 20) ; il a la forme d'une masse grossièrement ovoïde, hyaline, qui apparaît à fort grossissement, comme nettement constituée par neuf segments empilés ; le dernier est

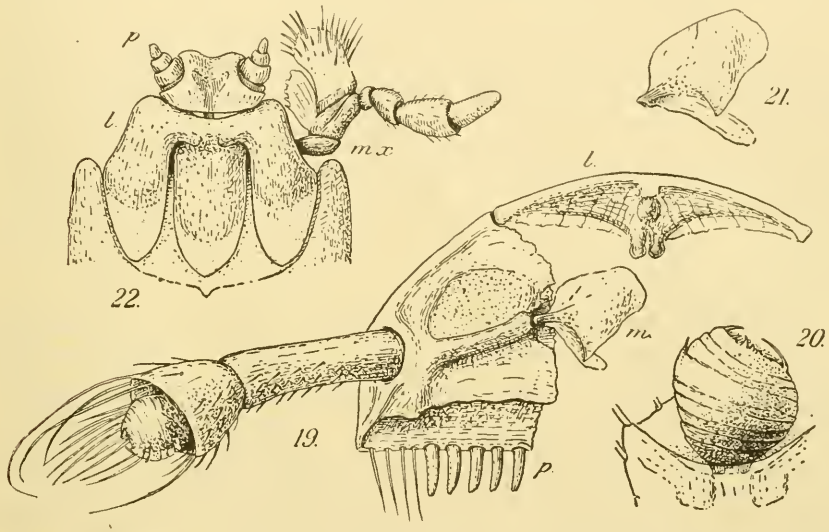


Fig. 19-22. *Platypsyllus castoris* Rits. — Fig. 19. Côté droit de la tête du *Platypsyllus castoris* Rits., du Rhône, face ventrale, × 150 ; *l.*, labre, *m.*, mandibule droite, *p.*, peigne du bord postérieur du front. — Fig. 20. Article terminal de l'antenne, montrant sa constitution en segments, × 280. — Fig. 21. Mandibule droite, face ventrale. — Fig. 22. Labium et maxille gauche, face ventrale, × 150.; *mx.*, maxille, *l.*, labium trilobé, *p.*, palpe labial.

déprimé en une sorte de calice bordé de lanières. Quelques petites spinules se dressent çà et là sur les segments. Les neuf segments empilés du dernier article de l'antenne du *Platypsyllus* portent à onze le nombre total des articles ; c'est le nombre habituel d'articles des antennes des *Silphidae*. Quant à la spécialisation remarquable de cette antenne du *Platypsyllus*, nous verrons qu'elle est faite pour une fonction respiratoire en milieu aqueux.

A la face ventrale de la tête se voit une côte saillante transverse, s'étendant de la racine des antennes jusqu'à l'insertion des mandibules. Cette côte limite en avant une fosse ovalaire où les palpes maxillaires sont cachés au repos, et en arrière une large fossette où se loge l'angle antérieur

du pronotum (fig. 18 et 19). Cette côte et la fossette postérieure servent évidemment de voie à l'air pour gagner la face sternale du corps pendant la respiration.

Le labre (fig. 19, *l*,) est une pièce en fuseau transverse, visible dorsalement, qu'on prenait pour l'épistome. Du côté ventral, il porte un nodule médian et deux petites apophyses qu'on a pris pour le labre lui-même et les deux mandibules (Bonhoure, **1884**, p. 149 ; L. Ganglbauer, **1899**, p. 266). Il s'agit en réalité de l'épipharynx et il suffit pour s'en convaincre d'examiner le labre des *Bathysciinae* (Jeannel, **1911**, p. 16) et celui du *Leptinus* (voir, plus haut, fig. 8).

Les mandibules (fig. 19 et 21) sont atrophiées et assez difficiles à isoler. Elles avaient cependant déjà été vues par J. Desneux (**1906**). Ce sont deux petites lames grossièrement quadrilatères, très minces et transparentes, qui s'articulent sur l'extrémité interne de la côte ventrale par un seul condyle. Leur base porte une languette transparente ; près du condyle se trouvent quelques boutons sensoriels ; il n'existe ni mola, ni pointe, ni soies masticatrices.

Les maxilles (fig. 22, *mx*), par contre, sont bien développées. Le stipe est court et transverse ; le lobe externe est constitué par une petite pièce chitineuse transverse (basal) surmontée par une lame transparente (galea) ; les deux articles du lobe externe sont donc soudés. La lame transparente, largement étalée, porte 30 à 40 grands cils vaguement disposés en deux groupes. Le lobe interne de la maxille est représenté par une deuxième lame transparente, moins large et plus courte, finement striée, dont le bord interne porte quelques festons.

Le palpe maxillaire, enfin, montre la structure habituelle chez les *Catopinae* et les *Bathysciinae*. Il existe un petit palpigère globuleux, l'article I est court, l'article II plus grand est renflé en fuseau et l'article III, un peu plus court et plus étroit que le précédent, a une forme conique, atténuée au sommet. Par la forme de ses palpes maxillaires, *Platypsyllus* diffère donc notablement du *Leptinus*.

Les divers auteurs qui ont écrit sur le *Platypsyllus* insistent sur la forme trilobée en arrière de sa lèvre inférieure et se servent de ce caractère pour définir la famille des *Platypsyllidae* différant en cela des *Leptinidae* à lèvre inférieure bilobée. En réalité ces différences de forme résultent d'adaptations parallèles du même organe à la même fonction, par des voies différentes. La substitution de mouvements de glissements antéro-postérieurs aux mouvements normaux de flexion est obtenue

chez le *Leptinus* par le développement de tiges cylindriques coulissant dans des gouttières du submentum ; chez le *Platypsyllus* le même résultat est atteint par de larges lobes membraneux glissant sur la surface du crâne. Les lobes latéraux (fig. 22, *l.*) du labium du *Platypsyllus* sont homologues des tiges cylindriques de celui du *Leptinus* et le lobe médian est une expansion lamelleuse du mentum au devant du submentum.

Le submentum, encore distinct et circonscrit par une suture chez *Leptinus*, est entièrement fusionné avec la pièce gulaire chez *Platypsyllus*.

Malgré les grandes différences apparentes, il est donc facile d'homologuer les pièces labiales du *Platypsyllus* avec celles du *Leptinus*. A travers les profondes modifications néogénétiques subies par les unes et les autres, on retrouve aisément la disposition caractéristique des *Silphidae*. Mais les différences profondes dans leurs processus évolutifs, de même que la structure de leurs palpes maxillaires, montrent bien que *Leptinus* et *Platypsyllus* sont deux lignées bien distinctes ou tout au moins séparées depuis fort longtemps.

La languette est entièrement chitinisée, bien différente encore en cela de celle du *Leptinus*. Les palpes labiaux sont triarticulés, très courts (fig. 22, *p.*).

Le pronotum a vaguement une forme trapézoïde, élargie en arrière ; il est plan sur le disque, brusquement déclive latéralement et ses côtés forment deux larges fossettes destinées à recevoir les antennes appliquées contre eux. Les angles antérieurs sont cachés dans des fossettes ventrales de la tête ; les bords latéraux sont peu arqués et la base est profondément bisinuée. Parfaitement lisse dans la région discale, la surface du pronotum porte de petites soies sur les côtés. Les angles postérieurs, arrondis, sont garnis de larges pinceaux de longs poils raides et toute la largeur de la base est frangée de petites soies dirigées en arrière, en dessous desquelles le bord basal se prolonge par une marge membraneuse cachant la base de l'écusson et des élytres.

L'écusson est grand, triangulaire, lisse. Les élytres sont rudimentaires, courts, n'atteignant guère que la base du deuxième segment dorsal de l'abdomen. Ils sont à peu près carrés, presque plans, non soudés par la suture et n'ont plus de repli épipleural. Leur surface est grossièrement ponctuée, finement pubescente ; ils ne recouvrent naturellement pas trace d'ailes membraneuses et les pièces métatergales méso- et métathoraciques sont atrophiées.

Les segments abdominaux visibles sont au nombre de six, chacun

formé de deux arceaux, un ventral et un dorsal, sans parties pleurales différenciées. Le bord postérieur de chaque arceau est bordé par une rangée de soies. Chaque arceau dorsal porte une paire de stigmates bien développés et perméables.

Lorsqu'on examine le *Platypsyllus* par sa face ventrale (fig. 18), on est frappé tout d'abord par le grand développement des saillies sternales qui forment de grosses apophyses frangées de longues soies. Le prosternum, comme chez le *Leptinus,* a sa partie antérieure élevée en une grosse saillie hémicylindrique donnant insertion à la tête et l'immobilisant. Cette saillie prosternale est largement impressionnée sur la ligne médiane et se continue en arrière par une large apophyse aplatie, cachant les hanches antérieures et dont le bord apical et les bords apicaux sont garnis de longues soies. Le mésosternum et le métasternum forment de semblables apophyses également frangées de longues soies.

Il est vraisemblable que ces franges de longues soies disposées en éventails servent à retenir une provision d'air sous le corps de l'animal lorsqu'il est immergé avec son hôte ; peut-être même ces soies jouent-elles directement le rôle de branchies externes comme cela se voit chez beaucoup d'Insectes aquatiques. Quant aux grosses saillies sternales qui les supportent et qui font penser un peu à celles des Hydrophiles, ne seraient-elles pas simplement des surfaces de glissement, des véritables patins, empêchant l'Insecte, lorsqu'il se déplace, de frotter les parties latérales concaves de son corps contre les obstacles et d'en enlever ainsi la couche d'air qui les recouvre?

Quoi qu'il en soit, en faisant abstraction de la modification particulière des pièces sternales, on retrouve chez le *Platypsyllus* les caractéristiques importantes de celles du *Leptinus.* Comme chez ce dernier toutes les hanches sont écartées. Les cavités coxales antérieures sont ouvertes en arrière et prolongées en dehors par une large fente où apparaît un gros trochantin transverse. Les épisternes et épimères méso- et métathoraciques sont fusionnés, sans trace de suture.

D'autre part, les hanches antérieures, comme chez le *Leptinus* sont petites, globuleuses, peu saillantes, les hanches postérieures sont transverses, constituées comme chez tous les Silphides. Les pattes antérieures sont très courtes, rétractiles sous le prothorax ; tous les fémurs sont élargis, aplatis ; les tibias (fig. 23, 24 et 25) sont largement explanés en dehors, hérissés de grosses épines, avec des éperons simples. Les tarses enfin sont tous pentamères, sans articles dilatés.

Les tarses du *Platypsyllus* présentent cependant quelques adaptations spéciales qu'il convient de signaler. Au tarse antérieur, l'article II est articulé sur la face dorsale de l'article I de façon qu'il forme dans son ensemble une sorte de griffe à convexité dorsale. Les articles I à IV du tarse intermédiaire sont soudés et les ongles sont plus robustes que ceux des autres paires et fortement denticulés à la base. Les tarses postérieurs

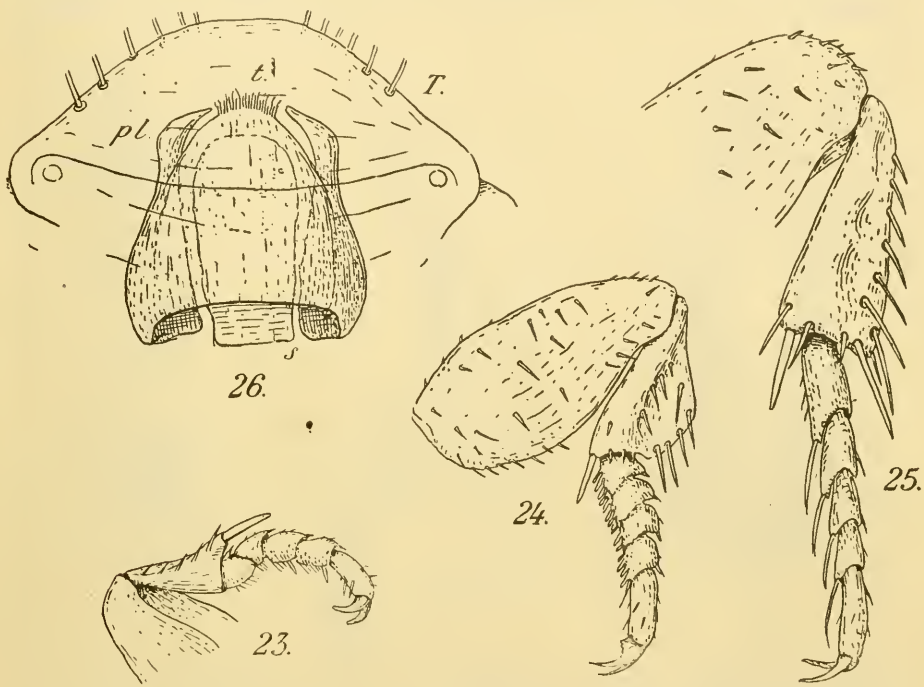


Fig. 23-26. *Platypsyllus castoris* Rits. — Fig. 23. Tibia et tarse antérieurs droits d'un mâle du Rhône, face ventrale, × 100. — Fig. 24. Patte intermédiaire droite, face dorsale, × 100. — Fig. 25. Patte postérieure droite, face dorsale, × 100. — Fig. 26. Segment génital mâle, face dorsale, × 150 ; T., dernier tergite abdominal libre, *t.*, tergite du segment génital, *pl.*, pleurite, *s.*, sternite.

sont les mieux développés ; leurs articles sont allongés, mobiles et portent chacun deux grosses épines apicales et ventrales. Il semble que les tarses antérieurs et intermédiaires soient spécialisés surtout en vue de fixer le Parasite à son hôte, tandis que les tarses postérieurs ont seuls gardé une fonction purement locomotrice.

Le segment génital et l'œdeagus sont très semblables à ceux des Silphides en général et du *Leptinus* en particulier.

Le segment génital (fig. 26) est un anneau complet. Le sternite est mince, peu chitinisé ; les pleurites se terminent en becs latéraux recourbés ;

le tergite a son bord apical arrondi et frangé de petites soies réfringentes.

L'œdeagus (fig. 27 à 29) diffère de celui du *Leptinus* par la brièveté des styles et le renflement de la partie basale du lobe médian. Mais, par contre, il présente tout à fait le même type d'armature du sac interne.

Le lobe médian est peu arqué, dilaté à la base. La lame ventrale du tegmen est courte. Les styles latéraux sont très courts et leur sommet

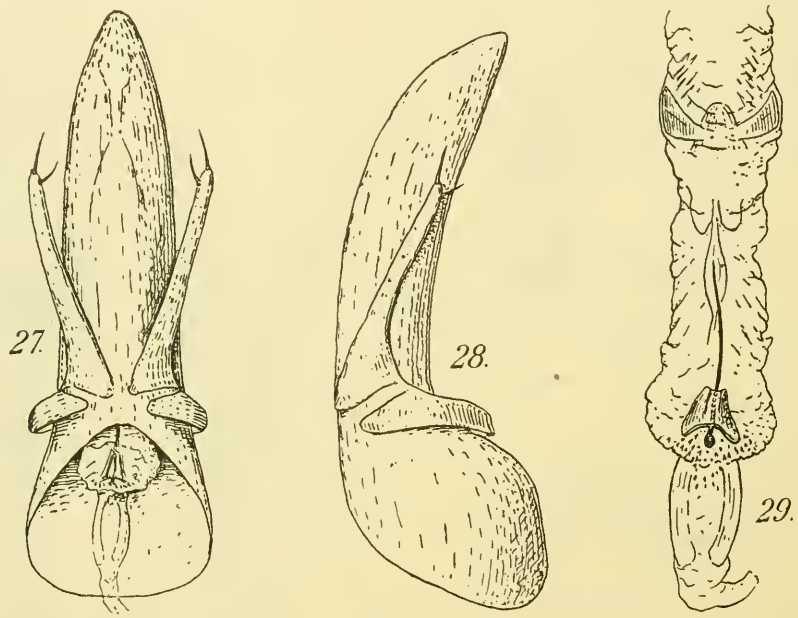


Fig. 27-29. *Platypsyllus castoris* Rits. — Fig. 27. Œdeagus d'un exemplaire du Rhône, face dorsale, × 150. — Fig. 28. Le même, face latérale gauche × 150. — Fig. 29. Base du sac interne du même, face dorsale, × 215.

n'atteint guère que le quart apical du lobe médian [1] ; ils sont très grêles et, comme chez le *Leptinus*, ne portent que deux soies apicales. Le sac interne ne dépasse pas la partie basale de l'œdeagus, mais est absolument du même type que celui du *Leptinus* (cf. fig. 16 et 29). Vers le milieu se voit une pièce chitineuse trilobée, en arrière de laquelle se trouvent quelque épines. Le canal éjaculateur s'abouche dans le fond du sac interne par une partie dilatée, à parois épaisses et hyalines. Près de cet abouchement, le

1. D. Sharp et F. Muir (1912, pl. LXXVII, fig. 229) figurent l'œdeagus d'un *Platypsyllus castoris* américain. D'après cette figure l'œdeagus serait plus court et les styles latéraux plus longs. Y aurait-il une différence dans la structure de l'œdeagus entre les *Platypsyllus* vivant sur le Castor du Canada et ceux du Castor d'Europe?

fond du sac interne porte une petite pièce chitineuse de forme vaguement triangulaire et un long stylet dont la pointe est tournée vers la partie apicale du sac.

C. Signification des caractères du *Leptinus* et du *Platypsyllus*.

Si on veut analyser les caractères adaptatifs du *Leptinus* et du *Platypsyllus*, il est bon d'observer tout d'abord que si l'un et l'autre sont des Ectoparasites très anciennement spécialisés, le premier est en plus un Cavernicole terrestre, le second un Lucicole aquatique. Il convient donc de rechercher d'abord quelles sont, chez les deux types, les modifications comparables produites par la spécialisation parasitaire, puis d'examiner quelles adaptations au milieu souterrain existent chez le *Leptinus*, quelles transformations spéciales la vie sous l'eau a entraînées chez le *Platypsyllus*. Ainsi s'expliqueront certaines différences et les caractères de filiation des deux types pourront se dégager.

1° Caractères parasitaires communs au *Leptinus* et au *Platypsyllus*.

Aplatissement du corps. — Tous les Ectoparasites sont plats et cet aplatissement a certainement été produit par la compression du Parasite dans les plis de la peau de l'hôte. Elle s'est exercée dans le sens latéral chez les Pulicides et on la trouve réalisée au plus haut point dans le sens dorso-ventral chez *Leptinus* et chez *Platypsyllus*. L'aplatissement du corps a entraîné d'importantes modifications corrélatives dans la forme de certains organes.

L'aplatissement de la tête a produit ce bouclier céphalique semi-circulaire qui existe chez *Leptinus* et chez *Platypsyllus* et qui est assez comparable à celui des Mallophages. Ce bouclier céphalique, chez les Coléoptères qui nous occupent ici, exagère les carènes latérales et frontales qui existent normalement chez les *Catopinae* et les *Bathysciinae*.

L'aplatissement dorso-ventral du thorax s'est accompagné d'un aplatissement corrélatif des hanches et surtout des hanches antérieures toujours coniques et allongées, donc très saillantes, chez les Silphides, comme chez les *Staphylinidae*. Peut-on supposer un corps aplati comme celui du *Leptinus*, avec des énormes hanches antérieures coniques et saillantes comme chez les *Choleva*? C'est évidemment à cause de l'aplatissement du corps que les hanches du *Leptinus* sont devenues petites et glo-

buleuses et cette forme spéciale des hanches doit être tenue pour une modification adaptative.

D'autre part, la hanche antérieure ronde du *Leptinus* doit donner à la patte des mouvements bien différents de ceux obtenus avec la hanche conique d'un *Choleva*. D'ailleurs il est facile de constater par sa démarche claudicante que le *Leptinus* ne sait plus marcher. La forme globuleuse des hanches antérieures résulte donc peut-être aussi d'une spécialisation de la patte à un autre usage que la marche ; ou, tout au moins, peut-on dire que l'aplatissement corrélatif des hanches a pu se faire parce que l'animal n'était plus un marcheur.

Leptinus et *Platypsyllus* diffèrent des autres Silphides en ce que leurs hanches antérieures sont séparées par une large apophyse prosternale. Il semble bien que ce soit encore là un caractère néogénétique. De grosses hanches coniques sont forcément contiguës ; leurs cavités coxales sont larges et ne sont séparées l'une de l'autre que par une fine crête médiane. L'abaissement de la saillie des hanches, leur réduction de volume et, par suite, la diminution de surface de la cavité coxale ont tout naturellement pour conséquence l'apparition d'une carène sternale entre les hanches et cette carène sera d'autant plus large et plus saillante que les hanches seront plus réduites. C'est l'évolution inverse de celle que j'ai signalée chez les *Antroherpon* (Jeannel, **1911**, pl. XXII, fig. 615 et 611), chez lesquels au contraire le corps se rétrécit et les hanches prennent un grand développement et s'allongent ; le résultat ici est la fusion des cavités coxales et la disparition totale de la crête intercoxale du sternum.

L'aplatissement du corps entraîne également une réduction de la saillie des épipleures de l'élytre chez *Leptinus* et un aplatissement corrélatif des pattes. L'extrême petitesse de l'œdeagus semble enfin liée à l'aplatissement considérable des segments ventraux dont la cavité ne pourrait plus recevoir un organe volumineux comme il en existe chez la plupart des Silphides.

Dépigmentation. — C'est un caractère presque constant chez les Ectoparasites. Il est donc naturel de mettre la dépigmentation du *Leptinus* sur le compte du parasitisme et non de l'attribuer à l'action du milieu souterrain.

Disparition des yeux. — C'est encore un caractère normal des Ectoparasites. Ni chez *Leptinus* ni chez *Platypsyllus* il n'existe la moindre trace de l'appareil visuel externe et on pourrait se demander si ces Animaux ont bien eu autrefois des yeux. En réalité, ils ont perdu leurs yeux.

Il existe en effet sur les Castors de l'Alaska un autre Leptinide bien moins spécialisé, *Leptinillus validus* Horn, chez lequel les yeux sont encore visibles, réduits à l'état d'une petite tache arrondie.

Disparition des ailes. — Elle résulte également de la dégradation parasitaire. Chez le *Platypsyllus* l'atrophie a même gagné les élytres.

Immobilisation de la tête et spécialisation des pièces buccales. — En comparant la face ventrale de la tête chez *Leptinus* (fig. 2) et chez *Platypsyllus* (fig. 18), on constate que chez l'un et l'autre une même disposition du cou et du prosternum en forme de saillie semi-cylindrique a pour effet d'immobiliser la tête presque entièrement. L'aplatissement dorsal du bouclier céphalique et l'expansion sur le pronotum de son bord postérieur lamelleux complètent cette immobilisation. De plus, la bouche est devenue terminale, au lieu d'être ventrale comme chez tous les Silphides à tête rétractile.

Le labre est devenu une pièce fusiforme transverse, lisse, sans franges saillantes ; il forme comme un butoir au-devant de la bouche. Le labium a perdu ses mouvements de flexion, habituels chez les broyeurs. Il est immobilisé par ses apophyses postérieures et peut seulement se mouvoir par glissements antéro-postérieurs. Cette spécialisation du labre et du labium s'accompagne de l'atrophie des mandibules et d'une évolution des maxilles qui en fait des houppes de poils ou des lamelles souples. La bouche n'est plus broyeuse, car les pièces masticatrices ont disparu chez le *Platypsyllus* et sont tout au moins très réduites chez le *Leptinus* ; elle s'est spécialisée pour un mode d'alimentation particulier. L'animal doit en effet se nourrir d'exsudats sébacés ou de desquamations épidermiques ; pour cela il se tient implanté la tête en bas dans la fourrure de son hôte [1] et cette attitude explique pourquoi la bouche est devenue terminale et la tête immobile. On a supposé que le *Platypsyllus* devait se nourrir des Acariens (*Schizocarpus Mengaudi*) qui habitent la fourrure du Castor du Rhône et devait ainsi rendre service au Castor en limitant la pullulation de l'Acarien. La dégradation des pièces buccales du *Platypsyllus* enlève toute vraisemblance à cette hypothèse.

Soudure des pièces sternales et disparition de leurs sutures. — Elle est complète chez *Leptinus* et chez *Platypsyllus* ; elle n'est pas réalisée chez le *Leptinillus validus* Horn qui, d'autre part, a encore des yeux. La disparition des sutures sternales a pour conséquence la fusion

1. C'est ainsi que les *Platypsyllus* se tiennent sur le Castor ; c'est également ainsi que Waga dit avoir observé le *Leptinus* dans la fourrure d'une Musaraigne.

des épimères et des épisternes avec le sternum. C'est une modification certainement néogénétique, qu'on observe chez les espèces très spécialisées. On la constate chez certains types de *Bathysciinae* cavernicoles très évolués.

Constitution de rangées transversales d'épines dirigées en arrière, sur le bord postérieur des segments. — Des rangées d'épines sur le bord postérieur des segments du corps se développent très souvent chez les Ectoparasites et arrivent à former de véritables peignes, comme c'est le cas chez les Aphaniptères, les Nyctéribies. Nous voyons chez le *Leptinus* les poils se transformer en petites épines et se coucher tous en arrière, ceux du bord postérieur du front constituant même une véritable frange de spinules. Chez *Platypsyllus* ce sont de vrais peignes (fig. 19, *p*) qui existent sur les angles postérieurs du front et au bord postérieur des segments. Il est probable que ces rangs d'épines concourent à fixer l'Ectoparasite dans la fourrure de son hôte.

2° Caractères d'adaptation au milieu souterrain chez le *Leptinus*.

Le seul caractère du *Leptinus* qu'on puisse interpréter comme une adaptation au milieu souterrain est l'allongement des antennes. La dépigmentation, la disparition des yeux, l'atrophie des organes du vol s'expliquent naturellement en tant que dégradations parasitaires ; mais des antennes allongées et déliées sont tout à fait exceptionnelles chez un Ectoparasite. Chez le *Leptinus*, elles atteignent le milieu de la longueur du corps et sont pourvues d'organes olfactifs bien développés dans les articles VII, IX et X ; elles sont tout à fait comparables à celles des *Bathysciinae* des cavernes. On est donc en droit d'attr buer cet allongement des antennes à l'action du milieu souterrain sur des êtres dont une grande partie de l'existence se passe à l'état libre, dans les terriers ou dans les grottes.

3° Adaptations au milieu aquatique chez le *Platypsyllus*.

Le *Platypsyllus castoris* Rits. passe la majeure partie de son existence sous l'eau ; c'est un être aquatique. On peut se demander si ses ancêtres étaient des Aquatiques libres lorsqu'ils ont parasité le Castor ou bien s'ils sont devenus aquatiques en même temps que ce dernier. Mais les pattes du *Platypsyllus* ne montrent pas la moindre trace d'adaptations paléogénétiques à la natation et il est vraisemblable que la spécialisation parasitaire du *Platypsyllus* était faite lorsque le Castor a acquis ses mœurs

aquatiques actuelles. Comme beaucoup d'autres Parasites, le *Platypsyllus* est donc une très ancienne forme, datant d'âges géologiques assez reculés. Il n'est pas étonnant, par conséquent, de le trouver aujourd'hui identique sur les deux espèces de Castors, car il était déjà tout à fait spécialisé sur leur ancêtre commun.

Le *Platypsyllus* a acquis des caractères d'Aquatique remarquablement convergents avec ceux d'autres Coléoptères.

Antennes. — Ce sont des antennes respiratoires, comparables à celles des *Gyrinidae* et des *Parnus*, mais bien plus évoluées encore. Comme chez ces derniers l'antenne s'est raccourcie par régression de toute sa partie apicale, les deux articles basaux s'étant spécialisés dans la fonction respiratoire.

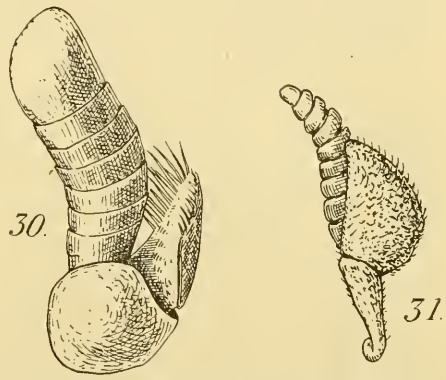


Fig. 30. Antenne gauche, face antérieure, du *Gyrinus urinator* Ill., × 64. — Fig. 31. Antenne gauche, face antérieure, du *Parnus prolifericornis* F., ×64.

L'article II, chez les *Gyrinus* (fig. 30) et les *Parnus* (fig. 31), est devenu une sorte de palette velue ou ciliée qui peut recueillir hors de l'eau une petite masse d'air et la pousser sous la surface contre la partie ventrale de la tête du Coléoptère. Chez le *Platypsyllus* (fig. 19 et 20) les neuf articles apicaux de l'antenne sont tout à fait atrophiés et l'article II, en forme de corbeille frangée de longues soies, joue le même rôle que la palette des Gyrinides ou des Parnides.

L'antenne du *Platypsyllus* est toujours rabattue en arrière (fig. 17 et 18) et son mode d'insertion empêche qu'elle puisse être dirigée en avant comme les antennes sensorielles des autres Coléoptères. Son champ d'action est limité ; les seuls mouvements qu'elle puisse exécuter sont des mouvements d'abduction et de rotation.

Les faces latérales du pronotum se sont excavées en gouttières pour recevoir l'antenne rabattue en arrière.

Il existe à la face ventrale des côtés du prosternum une fosse profonde qui se prolonge en avant par une large fossette, occupant la face ventrale des côtés de la tête et limitée en avant par la côte transverse sur laquelle s'insère l'antenne. Cette fosse sert à recevoir l'air que l'antenne peut y accumuler pendant l'acte respiratoire. D'autre part, tout le tégument

parfaitement lisse du *Platypsyllus* est « non mouillable » et retient une mince couche d'air par tension superficielle. Cette couche d'air gagne l'orifice des stigmates et est entretenue pendant l'immersion prolongée par la réserve d'air accumulée sous le sternum, comme chez les Hydrophilides.

Les franges de poils des saillies sternales. — Ce sont certainement encore des organes respiratoires, soit que ces franges soient constituées par des poils hydrofuges aidant à contenir la réserve d'air ventrale, soit qu'elles jouent le rôle de véritables branchies externes, comme c'est le cas des poils de beaucoup de larves d'Insectes aquatiques. Le *Leptinillus validus* Horn, vivant sur les Castors de l'Alaska, aurait acquis de semblables franges de poils sur son sternum.

Développement des apophyses sternales. — On est frappé au premier coup d'œil de l'énorme développement des saillies sternales chez le *Platypsyllus* (fig. 18). Il est à remarquer que les Coléoptères aquatiques mauvais nageurs et vivant au milieu des herbes et des plantes aquatiques, comme les Hydrophiles, présentent un développement analogue des saillies du sternum. Chez l'Hydrophile, la carène sternale joue le rôle d'un patin protégeant les parties latérales du sternum recouvertes d'air et permettant à l'Insecte de s'insinuer au milieu des inextricables buissons des plantes immergées sans perdre rien de sa réserve d'air respiratoire. Il me semble qu'il en est de même chez le *Platypsyllus* et que le large patin ventral constitué par ses apophyses sternales doit lui permettre de s'insinuer au milieu des poils du Castor, sans dommage pour la provision d'air accumulée dans les profondes fosses latérales de son sternum.

Régression des élytres. — Sans vouloir attacher autrement d'importance à cette observation, je fais remarquer que non seulement les ailes membraneuses, mais aussi les élytres sont atrophiés chez deux autres Insectes connus comme adaptés à une immersion prolongée : *Aepus Robini* Lab. (Coléopt.) et *Aepophilus Bonnairei* Sign. (Hémipt.). Il est donc possible que l'atrophie des élytres du *Platypsyllus* ne soit pas le fait de la dégradation parasitaire, comme on le croit.

4° Caractères de filiation du *Leptinus* et du *Platypsyllus*.

Comme de règle ces caractères de filiation sont masqués par les adaptations prononcées des deux espèces. Mais il est possible, il me semble, de constater les faits suivants :

Antennes. — Les antennes du *Leptinus* sont absolument semblables

à celles des *Silphidae Catopinae*. Ce ne sont pas des antennes filiformes, comme il est dit d'ordinaire, mais bien des antennes en massue très allongée. Comme chez les *Catopinae* et les *Bathysciinae* la massue est « interrompue », c'est-à-dire que l'article VIII est plus étroit que ses voisins, mais la disposition des organes olfactifs par paires dans le sommet des articles VII, IX et X est identique à ce qu'on observe chez les *Catopinae*.

Chez le *Platypsyllus*, l'antenne a onze articles comme chez les *Silphidae* et c'est tout ce qu'on en peut dire.

Pièces buccales. — La mandibule du *Leptinus*, malgré son atrophie, apparaît comme étant du typé Silphide. Les maxilles du *Leptinus* et celles du *Platypsyllus* sont aussi des maxilles de Silphides et il en est encore de même pour le labium du *Leptinus*, malgré la transformation néogénétique de ses angles postérieurs en longues tiges cylindriques. On ne peut rien dire du labium du *Platypsyllus*, trop dégradé.

Palpes maxillaires. — Les palpes du *Leptinus* et ceux du *Platypsyllus*, quoique assez différents entre eux, présentent cependant les caractères des palpes des Silphides. Mais ce ne sont pas des palpes de *Catopinae* ni de *Bathysciinae*. C'est aux palpes des *Agyrtodes* et *Dasypelates* de l'Amérique du Sud qu'ils sont le plus comparables et par cela même ils marquent d'étroites affinités avec les *Silphinae*.

Forme de la tête. — Il est facile de reconnaître dans le bouclier céphalique du *Leptinus* et du *Platypsyllus* les principales caractéristiques de la tête d'un *Choleva* ou d'un *Bathysciola*. Les carènes latérales et postérieures, la place de l'insertion des antennes sur la face antérieure des angles latéraux, l'épistome soudé sont des caractères des *Catopinae*.

Pronotum. — La forme est celle des *Catopinae* et de beaucoup de *Bathysciinae*.

Tarses. — Comme chez les *Catopinae*, il existe cinq articles à tous les tarses dans les deux sexes ; les tarses antérieurs et intermédiaires, comme chez eux encore, sont dilatés chez les mâles. Les pattes d'ailleurs ont tous les caractères de celles des *Catopinae*.

Hanches. — Il a été dit plus haut pourquoi la forme globuleuse des hanches devait être tenue pour une conformation néogénétique.

Cavités coxales. — Chez tous les Silphides, les hanches antérieures sont contiguës, les hanches intermédiaires séparées par une apophyse mésosternale. Nous avons vu que l'apparition d'une apophyse prosternale séparant les hanches antérieures chez *Leptinus* et chez *Platypsyllus* doit être considérée comme corrélative de la réduction des hanches elles-

mêmes et ne peut pas avoir une grande valeur taxonomique. Mais les cavités coxales antérieures nous montrent d'autres caractères intéressants. Comme chez les *Silphinae*, elles sont ouvertes en arrière et prolongées en dehors par une large fente entre l'épimère et l'épisterne prothoracique ; dans cette fente apparait un gros trochantin saillant. Par cette disposition de leurs cavités coxales, *Leptinus* et *Platypsyllus* se rapprochent encore des *Agyrtodes* sud-américains.

Œdeagus. — Non seulement il est du type de l'oedeagus des *Silphidae* par la présence d'une lame ventrale au tegmen, le développement du sac interne, mais encore il est absolument semblable à celui des *Bathysciinae*. Cette analogie s'explique par le fait que *Leptinus* et *Platypsyllus* sont des types très anciens et que, d'autre part, les *Bathysciinae* doivent être tenus pour le groupe le plus archaïque des Silphides.

Caractères larvaires. — On ne connaît pas la larve du *Leptinus*, mais celle du *Platypsyllus castoris* est bien connue depuis longtemps, car elle abonde avec l'adulte dans la fourrure du Castor. C'est une forme larvaire assez curieuse, courte, épaisse, à pièces buccales et membres très courts. Elle a été maintes fois décrite et j'ai pu moi-même en examiner quelques exemplaires récemment recueillis par M. E. Aptel, sur un Castor du Rhône. J'ai pu constater ainsi, après bien d'autres, que ses pièces buccales étaient fort dégradées, mais que toute son organisation générale était parfaitement conforme à celle des larves des *Catopinae*. Il est bien prouvé aujourd'hui (Desneux, **1906**, p. 104) que ce qui avait été pris pour une deuxième forme larvaire du *Platypsyllus* (G. H. Horn, **1890**, p. 55) se rapporte à un tout autre Animal.

On doit donc tirer de ce qui précède les conclusions suivantes :

III. Conclusions systématiques

1° *Leptinus* et *Platypsyllus* sont deux types très voisins qu'il est tout à fait illogique de placer dans deux familles distinctes. Ce sont deux vieilles lignées, il est vrai, mais deux lignées voisines différant surtout l'une de l'autre par des adaptations diverses acquises depuis longtemps. Tous deux sont des parasites et les différences dans l'éthologie de leurs hôtes les ont conduits à des spécialisations en sens différents et à un degré de dégradation plus avancé chez l'un que chez l'autre. Malgré cela on peut dire que *Platypsyllus* est bien un Leptinide aquatique.

2° *Leptinus* et *Platypsyllus* doivent être placés dans la famille *Silphidae*. C'est là que jadis LACORDAIRE (**1854**, p. 207) et JACQUELIN DUVAL (**1857**, p. 107) les avaient placés à juste titre. Leurrés par les caractères adaptatifs, les divers auteurs les ont ensuite promenés dans de petites familles spéciales au milieu de tout le groupe des *Staphylinoidea*. En réalité, leurs caractères silphidiens sont des plus nets et E. REITTER (**1909**, p. 229) avait déjà raison de replacer les *Leptinidae* près des *Silphidae*.

3° Dans la famille des *Silphidae*, le petit groupe formé par *Leptinus*, *Leptinillus* et *Platypsyllus* doit prendre rang de sous-famille et se placer entre les *Silphinae* et les *Catopinae*.

La position systématique des LEPTININAE (sensu nov.) peut donc être exprimée de la façon suivante :

Fam. **SILPHIDAE**

I. Trochantins antérieurs saillants dans une large fente prolongeant la cavité coxale en dehors.
   A. Hanches antérieures contiguës, non séparées par une apophyse prosternale saillante. Subfam. SILPHINAE.
   B. Hanches antérieures séparées par une apophyse prosternale saillante. Subfam. LEPTININAE.

II. Trochantins antérieurs petits, à peine visibles. Cavités coxales antérieures fermées en dehors.
   A. Hanches postérieures contiguës. Tarses antérieurs de cinq articles dans les deux sexes. Subfam. CATOPINAE.
   B. Hanches postérieures séparées. Tarses antérieurs de quatre articles seulement chez les femelles. Subfam. BATHYSCHINAE.

Subf. **Leptininae** (Sens. nov.)

La sous-famille renferme trois genres (1) qui sont :

Gen. **LEPTINILLUS** G.-H. Horn.

G. H. Horn, 1882, p. 113 ; type : *L. validus* G. H. Horn. — L. Ganglbauer, 1899, p. 261.

Caractères généraux du genre *Leptinus* P. W. Müll. dont il semble

(1) Un quatrième genre, **Silphopsyllus** *Desmaniae*, ectoparasite du Desman (*Myogale moschata* Pallas) aurait été découvert récemment en Russie et décrit dans la *Revue russe d'Entomologie*, en 1920 (cf. *Entomol. Mitteil.*, *Berlin*, X (1921). p. 167).

représenter un stade moins évolué. Des yeux encore visibles. Epimères du métasternum libres. Apophyse prosternale frangée de longues soies.

Une seule espèce, qui m'est inconnue :

Leptinillus validus G. H. Horn, 1882, p. 113, pl. V, fig. 1-6. — Ectoparasite sur les Castors dans l'Alaska (Riley, **1889**, p. 306).

Gen. **LEPTINUS** P. W. Müller.

P. W. Müller, 1817, p. 266 ; type : *L. testaceus* P. W. Müller. — Lacordaire, 1854, p. 207. — Jacquelin Duval, 1857, p. 107. — Thomson, 1867, p. 353. — Leconte, 1866, p. 368. — Leconte and G. H. Horn, 1883, p. 76. — G. H. Horn, 1882, p. 113. — L. Ganglbauer, 1899, p. 263. — E. Reitter, 1909, p. 229.

Palpes maxillaires à dernier article aussi épais et aussi long que le précédent. Labium immobilisé par deux tiges cylindriques prolongeant en arrière ses angles postérieurs et reposant dans deux gouttières du submentum. Antennes longues, déliées, en massue interrompue.

1. Pronotum à peine deux fois aussi large que long, à côtés peu arrondis, à angles postérieurs effacés, non saillants en arrière. Pubescence courte et fine. Soies dressées des élytres alignées en quatre séries assez régulières sur chaque élytre. Long. 1,9 mm..... *seriatus* Dod.
— Pronotum environ deux fois et demie aussi large que long, à côtés bien arrondis, à angles postérieurs aigus, saillants en arrière. Pubescence longue et forte. Soies dressées des élytres non alignées en séries régulières..... 2
2. Labre fusiforme, bien visible à la face dorsale en avant du bord antérieur du front, qui est tronqué. Antennes longues, dépassant nettement les angles postérieurs du prothorax, à article VIII une fois et demie aussi long que large. Elytres sans côtes lisses saillantes. Pattes grêles. Ponctuation fortement râpeuse. Long. 2 à 2,2 mm..... *testaceus* Müll.
— Labre très mince, en arc, caché sous le bord antérieur du front, qui est régulièrement arrondi. Antennes courtes, dépassant à peine les angles postérieurs du prothorax, à article VIII à peu près aussi long que large. Elytres avec quatre côtes saillantes lisses. Tibias intermédiaires et postérieurs épais, hérissés de longues épines. Ponctuation fine ; pubescence plus longue. Long. 2 mm..... *Vaulogeri*, n. sp

1. ***Leptinus testaceus*** P. W. Müller, 1817, p. 268 ; type : Allemagne. — Jacquelin Duval, 1857, pl. 36, fig. 176. — Thomson, 1867, p. 353. — L. Ganglbauer, 1899, p. 263. — E. Reitter, 1909, p. 229.

Synonymes. — *caucasicus* Motschoulsky, 1840, p. 176, pl. IV, fig. A. — *americanus* Leconte, 1866, p. 367.

Biologie. — Waga, 1857, p. 225. — Eichhoff, 1866, p. 294. — Gorham. 1869, p. 89. — P. Lesne, 1896, p. 162. — A. Magnin, 1899, p. 54. — G.-C. Champion, 1907, p. 63. — E. Olivier, 1909, p. 115. — J. Sainte-Claire Deville, 1912, p. 204. — F. Heselhaus, 1913, p. 195 ; 1914, p. 62. — L. Falcoz, 1914, p. 16 et 140. — F. Ruschkamp, 1914, p. 139.

Pholéophile et ectoparasite temporaire sur certains Rongeurs (*Evotomys glareolus* Schreb., *Arvicola terrestris amphibius* L., *Mus silvaticus* L.); on le trouverait aussi avec des Insectivores (*Sorex araneus* L.), d'après DE WAGA et E. OLIVIER.

Il existe aussi dans l'Amérique du Nord, mais on ne sait pas à quelles espèces il est inféodé dans cette partie de son aire de répartition.

Sa présence fréquente dans les cavernes est encore inexpliquée.

On est en droit de se demander, d'autre part, si les *Leptinus* parfois trouvés en nombre dans les nids d'Hyménoptères appartiennent vraiment à la même espèce.

2. ***Leptinus seriatus*** Dodero, 1916, p. 347. — Décrit sur une seule femelle recueillie à 1.250 m. d'altitude, près d'Alagna, sur le mont Rose, en criblant des débris végétaux.

Plus petits que le *L. testaceus* Müll. (1,9 mm.). Sculpture plus fine ; pubescence couchée plus fine. Le pronotum porte des soies dressées qui font défaut chez *L. testaceus* ; sur les élytres les soies dressées, au lieu d'être disposées sans ordre, sont assez régulièrement alignées en huit séries longitudinales. Prothorax moins large que chez *L. testaceus*, à côtés moins arrondis et angles postérieurs plus arrondis, bien moins saillants en arrière. Elytres plus courts, pas plus longs que larges ensemble. Pour le reste il paraît semblable au *L. testaceus*.

Est-ce bien une espèce distincte ? Ou bien seulement un individu du *L. testaceus* anormal ? Il faudra attendre de connaître d'autres exemplaires pour se prononcer.

3. ***Leptinus Vaulogeri***, n. sp. — Type : une femelle du mont Edough.

Long. 2 mm. Testacé uniforme. Même forme déprimée (fig. 32) que chez *L. testaceus*, mais plus court. Sculpture plus fine, ponctuation non râpeuse. Pubescence couchée bien plus longue que chez *L. testaceus* ; les poils du bord postérieur de la tête sont plus longs et moins nombreux, ceux des élytres et des pattes sont plus serrés ; les soies dressées de la

moitié apicale des élytres sont très longues, nombreuses, irrégulièrement placées le long des côtes longitudinales.

Bouclier céphalique (fig. 33) bien différent de celui du *L. testaceus* ; le bord antérieur du front n'est pas tronqué, mais régulièrement arrondi et le labre très réduit apparaît à peine à la face dorsale. Ce labre est mince, en forme d'arc, accolé sous le bord antérieur du front ; il est bien différent du labre en fuseau du *Leptinus testaceus*. Mandibules, maxilles et labium semblables à ceux du *L. testaceus*.

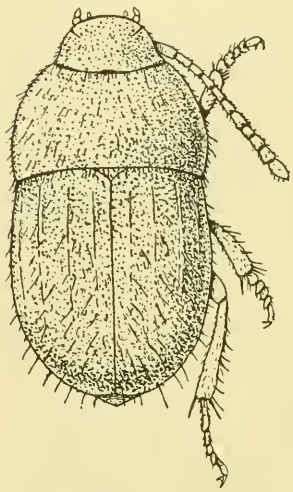


FIG. 32. *Leptinus Vaulogeri*, n. sp., femelle, du mont Edough (type), × 26.

Antennes relativement courtes (fig. 34) dépassant à peine les angles postérieurs du pronotum. Leurs articles III, IV, V et VI sont bien moins allongés que chez *L. testaceus*, les articles VII, VIII, IX et X sont de même à peine plus longs que larges, tandis qu'ils sont bien plus longs que larges chez *L. testaceus* (fig. 4 et 5). En particulier l'article VIII, une fois et demie aussi long que large chez *L. testaceus*, est à peu près aussi long que large chez *L. Vaulogeri*.

Pronotum transverse, deux fois et demie aussi large que long ; ses côtés sont bien arrondis et rétrécis aux angles postérieurs, qui sont aigus, saillants en arrière.

Elytres courts, à côtés arrondis, rétrécis à la base et présentant leur plus grande largeur vers le milieu. Chaque élytre porte 4 côtes saillantes lisses. Le pygidium dépasse le sommet des élytres.

Face ventrale semblable à celle du *L. testaceus*, mais plus finement ponctuée. Epimères et épisternes soudés.

Pattes très robustes. Les tibias intermédiaires et postérieurs sont épais (fig. 35 et 36) ; de plus, leurs épines sont longues et dressées. Tarses sans caractères particuliers, sauf que les tarses antérieurs et le premier article des tarses intermédiaires sont plus fortement dilatés chez les mâles.

L'oedeagus de *L. Vaulogeri* diffère de celui du *L testaceus*. Il est plus allongé, droit ; son extrémité apicale est plus effilée et nettement sinuée sur ses bords. Les styles latéraux sont bien plus courts que le lobe

médian ; les deux soies apicales sont grandes, l'une dirigée en dedans, l'autre en dehors.

J'ai sous les yeux un exemplaire femelle de cette intéressante espèce nouvelle, étiqueté « Algérie : mont Edough » (capitaine Vauloger de Beaupré).

D'autre part j'ai reçu de M. P. de PEYERIMHOFF un mâle et une

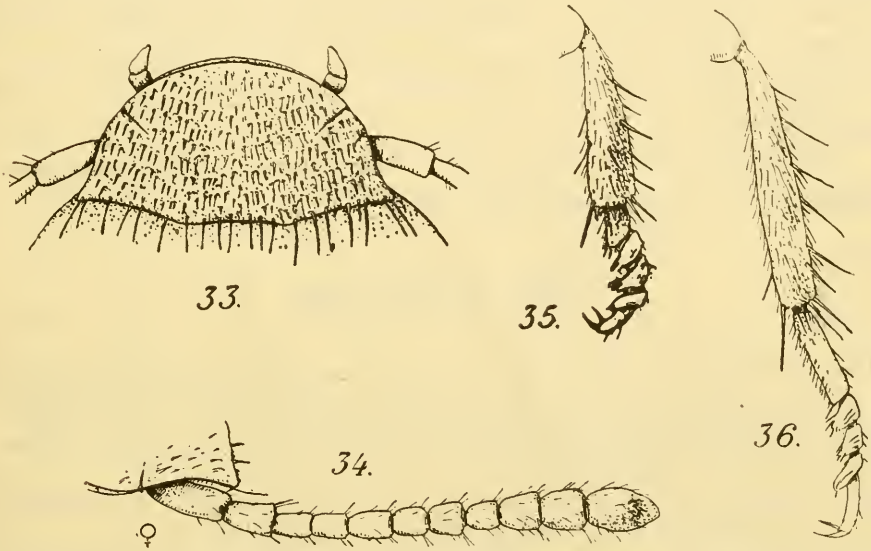


Fig. 33-36. *Leptinus Vaulogeri*, n. sp. — FIG. 33. Bouclier céphalique de la femelle (type), × 64. — FIG. 34. Antenne gauche de la même, × 64. — FIG. 35. Tibia et tarse intermédiaires droits, face dorsale, × 64. — FIG. 36. Tibia et tarse postérieurs droits, face dorsale, × 64.

femelle recueillis par lui dans le massif des Mouzaïa, l'une en mai 1914 dans un nid de *Mus silvaticus*, l'autre en novembre 1920 en forêt. Ces deux exemplaires sont absolument identiques à celui du mont Edough qui m'a servi de type.

Il est bien probable que *L. Vaulogeri* doit remplacer en Algérie le *L. testaceus*.

Gen. **PLATYPSYLLUS** Ritsema.

Ritsema, 1869, p. 23. — Westwood, 1869, p. 118 ; 1874, p. 194, pl. 37, fig. 1-2. — *Platypsylla*. Leconte, 1872, p. 801, pl. LXVIII. — Leconte et Horn, 1883, p. 75. — Horn, 1882, p. 114, pl. V, fig. 7-12. — Reitter, 1884, p. 19. — *Platypsyllus*, Bonhoure, 1884, p. 147, pl. VI. — Ritsema,

1884, p. 86. — Reitter, 1885, p. 274. — Kolbe, 1886, p. 103. — Riley, 1888, p. 302, fig. 68. — L. Ganglbauer, 1899, p. 270. — Desneux, 1906, p. 245 ; 1906 (Wystm. Gen. Ins.).

Platypsyllus castoris Ritsema, 1869, p. 23 ; type : sur un Castor du Canada, dans le jardin zoologique de Rotterdam. — Leconte, 1872, p. 804. — Reitter, 1884, p. 20. — Bonhoure, 1884, p. 147. — Riley, 1888, p. 302. — Horn, 1894, p. 141. — L. Ganglbauer, 1899, p. 270. — Chobaut, 1899, p. 197.

Synonyme. — *castorinus* Westwood, 1869, p. 119 ; 1874, p. 195 (*Achreioptera*).

Ectoparasite sur le Castor dans l'Amérique du Nord (*Castor canadensis*) et en Europe (*Castor fiber* L.)

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1884. Bonhoure (A.). Note sur le *Platypsyllus castoris* Ritsema et sa capture en France. (*Ann. Soc. ent. France*, 1884, p. 147-154, pl. VI, fig. 1-8.)

1907. Champion (G.-C.). Coleoptera in mole's nest in Surrey (*Entom. monthly Magaz., London*, 1907, p. 63.)

1899. Chobaut (A.). Mœurs et métamorphoses du *Platypsyllus castoris* Rits. (*Le Naturaliste, Paris*, 1899, p. 197.)

1906. Desneux (J.). Quelques remarques sur *Platypsyllus castoris* Rits. (*Ann. Soc. ent. Belg.*, L, p. 103-105, avec fig.)

1906*a*. Desneux (J.). *Platypsyllidae* (*Wytsm. Gen. Insect., Bruxelles*, 1906, 9 p., avec une pl.)

1916. Dodero (A.). Appunti coleotterologici, II. (*Ann. Mus. civ. Stor. nat. Genova.* XLVII, p. 337-354.)

1866. Eichhoff (W.). On *Leptinus testaceus* and *Cryptophagus setulosus* (*Entom. monthly Magaz., London*, 1866, III, p. 139-140.)

1914. Falcoz (L.). Contribution à l'étude de la faune des microcavernes. (*Lyon. A. Rey*, 189 p., 38 fig. texte, une pl.)

1863. Fauvel (A.). Remarques sur le *Leptinus testaceus*. (*Ann. Soc. ent. France*, 1863, p. 161.)

1899. Ganglbauer (L.). Die Käfer von Mitteleuropa, III (*Wien, C. Gerold und Sohn*, 408 p.)

1869. Gorham (H.-S.). *Leptinus* in bees nets (*Entom. monthly Magaz.*, 1869, p. 89.)

1883. Horn (G.-H.). Notes on some little known genera and species of *Coleoptera*. (*Trans. Americ. ent. Soc., Philadelphia*, X, p. 114-116, pl. V, fig. 7-12.)

1888. Horn (G.-H.). Descriptions of the larvae of *Glyptus*, *Platypsylla* and *Polyphylla*. (*Trans. Americ. ent. Soc., Philadelphia*, XV, p. 23-26, pl. III, fig. 17-22.)

1890. Horn (G.-H.). The ultimate larve of *Platypsyllus* (*Entomologica americana*, VI, p. 55-56.)

1894. Horn (G.-H.). *Entomological News*, V, p. 141.

1857. Jacquelin Duval (C.). Genera des Coléoptères d'Europe, tome premier (*Paris*, *A. Deyrolle*, 138 p.)

1911. Jeannel (R.). Revision des *Bathysciinae*. Biospeologica XIX. (*Arch. Zool. exp. et gén.*, *Paris*, 5e série, VII, p. 1-642, pl. I-XXIV.)

1918. Jeannel (R.) et E.-G. Racovitza. Enumération des grottes visitées, 1913-1917 (6e série). Biospeologica XXXIX. (*Arch. Zool. exp. et gén.*, *Paris*, LVII, p. 203-470.)

1886. Kolbe (H.-J.) Ueber die Stellung von *Platypsyllus* in System. (*Berliner ent. Zs.* XXX, p. 103-105.)

1854. Lacordaire (Th.). Genera des Coléoptères. Tome deuxième. (*Paris*, *Roret*, 548 p.)

1866. Leconte (J.-L.). Additions to the Coleopterous fauna of the United States. (*Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia*, 1866, p. 361-394.)

1872. Leconte (J.-L.). On *Platypsyllidae*, a new family of *Coleoptera*. (*Proc. Zool. Soc. London*, 1872, p. 799-804, pl. LXVIII.)

1883. Leconte (J.-L.) and G.-H. Horn. Classification on the *Coleoptera* of North America. (*Smithsonian Miscellan. Coll.*, *Washington*, n° 507, 567 p.)

1896. Lesne (P.). Mœurs du *Limosina sacra* Meig. Phénomènes de transport mutuel chez les animaux articulés. Origine du parasitisme chez les Insectes Diptères. (*Bull. Soc. ent. France*, 1896, p. 162-165.)

1899. Magnin (A.). Le *Leptinus testaceus* de la grotte des Orcières. (*Bull. Soc. Hist. nat. Doubs*, *Besançon*, n° 1, p. 54-56.)

1909. Olivier (E.). Habitat du *Leptinus testaceus*. (*L'Echange*, *Revue Linnéenne*, *Moulins*, 1909, p. 115.)

1884. Reitter (E.). *Platypsylla castoris* Rits. als Vertreter einer neuen europäischen Coleopteren-Familie. (*Wiener ent. Ztg.*, III, p. 19-21.)

1885. Reitter (E.). Coleopterologische Notizen, n° 82. (*Wiener ent. Ztg.*, IV, p. 274).

1909. Reitter (E.). Fauna germanica. Die Käfer des deutschen Reiches, II Bd (*Stuttgart*, *K. G. Lutz*, 392 p.)

1888. Riley (C.-V.). Systematic relations of *Platypsyllus* as determined by the larva. (*Insect Life*, *Washington*, I, p. 303-306, fig. 67-70.)

1869. Ritsema (Cz.). Note sur un parasite du *Castor fiber*. (*Petites Nouv. entom.*, *Paris*, I, n° 6, p. 23 ; n° 10, p. 38.)

1914. Ruschkamp (F.). Zur Biologie von *Leptinus testaceus* Müll. Phorésie oder Ektoparasitismus ? Neue Beobachtungen (*Zs. wiss. Insektenbiol.*, XIX (1914), p. 139-144).

1912. Sainte-Claire Deville (J.). Coléoptères capturés dans les nids de Taupe. (*Bull. Soc. ent. France*, 1912, p. 203-205.)

1891. Seidlitz (G.). Fauna baltica, ed. II ; Fauna transylvanica, p. 84. (*Konigsberg*, *Hartung*.)

1912. Sharp (D.) and F. Muir. The comparative anatomy of the male genital tube in *Coleoptera*. (*Trans. entom. Soc. London*, 1912, p. 447-642, pl. XLII-LXXVIII.)

1867. Thomson (C.-G.). Skandinaviens Coleoptera. Tom. IX. (*Lund, Tryckt uti Lundb. Boktr.*, 420 p.).

1857. Waga (G.). *Leptinus testaceus* parasite des Musaraignes. (*Ann. Soc. ent. France*, 1857, *Bull.*, p. 125.)

1869. Westwood (J. O.). *Achreioptera*. (*Entom. monthly Magaz.*, *London*, VI, p. 118.)

1874. Westwood (J. O.). Thesaurus entomologicus Oxoniensis. (*Oxford*, 1874, avec 40 pl. col.)

ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE
Tome 60, p. 593 à 625.
15 Mai 1922

BIOSPEOLOGICA

XLVI [1]

CHAMPIGNONS

(Troisième Série)

PAR

J. LAGARDE
Institut botanique, Strasbourg

TABLE DES MATIÈRES

Pages
I. Myxomycètes 594
II. Phycomycètes 594
III. Ascomycètes 596
1. Gymnoascées 596
2. Pyrénomycètes 597
3. Discomycètes 598
IV. Basidiomycètes 601
1. Hyménogastrées 601
2. Théléphorées 601
3. Agaricinées 602
V. Fungi imperfecti 609
1. Sphaeropsidées 609
2. Hyphomycètes 609
a. Mucédinées (p. 609). *b.* Dématiées (p. 611). *c.* Hyalostilbées (p. 612). *d.* Phaeostilbées (p. 616).
VI. Sclérotes, rhizomorphes et feutrages 619
Index bibliographique 623
Liste des espèces par numéros d'échantillon 624
Liste alphabétique des espèces 625

Ce mémoire fait suite à celui qui a paru en 1917 (Biospeologica, XXXVIII). Le matériel étudié provient des grottes explorées de 1913 à 1917 et désignées sous les numéros d'ordre 724 à 925.

1. Voir pour Biospeologica I à XLV, ces Archives tomes VI, VII, VIII et IX de la 4e série, tomes I, II, IV, V, VI, VII, VIII, IX et X de la 5e série, et tomes 52, 53, 54, 55, 56, 57, 58, 59, et 60.

I. MYXOMYCÈTES

Département de l'Ardèche (France). — Grotte du Soldat, commune de Labeaume, canton de Joyeuse (9-I-14), n° 758.

Petite masse protoplasmique blanc jaunâtre, paraîssant appartenir à un plasmode, souillée de divers débris parmi lesquels des spores brunes, en forme de citron, provenant d'un *Chaetomium* récolté en même temps et inclus dans le même tube. Pas de substratum apparent.

Département du Jura (France). — Grotte de Baume-les-Messieurs, commune de Baume-les-Messieurs, canton de Voiteur (25-VII-16), n° 892.

Quelques spores rencontrées parmi des filaments de Phycomycète sur du Guano de Chauves-souris. Proviennent probablement d'un Myxomycète voisin dont on ne trouve aucune trace parmi les échantillons récoltés.

II. PHYCOMYCÈTES

Genre MUCOR Micheli, 1729.

Mucor Mucedo Linné, 1762, p. 1655.

Département de l'Hérault (France). — Baume Cellier, commune de Saint-Guilhem-le-Désert, canton d'Aniane (27-XII-13), n° 736.

Sur deux petites crottes qui en sont recouvertes. Sporangiophores flottant dans le liquide conservateur, fixés, en grand nombre, par leur base à la surface du substratum. Quelques-uns seulement sont pourvus à leur extrémité d'un sporange de couleur blanc crème ou gris plus ou moins foncé. Ces sporangiophores, non cloisonnés, non ramifiés, à membrane hyaline, lisse, et à contenu incolore ou légèrement jaunâtre, mesurent de 1 à 10 mm. de hauteur. Les sporanges ont de 50 à 100 μ de diamètre et présentent une columelle cylindrique ou en pyramide tronquée. Les spores sont elliptiques ou subcylindriques, arrondies aux extrémités ; elles mesurent de 7 à 11 μ sur 3 à 4 μ.

Remarque. — Les échantillons observés diffèrent du type par les dimensions des sporangiophores qui sont ici très courts 1 à 10 mm. au lieu de 2 à 15 cm. et aussi par celles des sporanges qui mesurent de 50 à 100 μ au lieu de 100 à 200 μ. Les spores seules répondent bien à

la description de celles du *Mucor Mucedo* : « elliptiques ou subcylin-« driques, deux fois plus longues que larges, de grandeurs très différentes « dans le même sporange, 6-12 μ de long sur 3-6 μ de large, à membranes « incolores, lisses, contenu légèrement jaune ou incolore. » » (LENDNER, 1908, p. 67). C'est sans doute une des nombreuses formes de cette espèce.

Mucor sp.

Provincia de Alicante (*Espagne*). — Cueva de las Calaveras à Benidoleig, part. de Denia (9 IV-17), n° 851.

Sur petite agglomération de matières organiques parmi lesquelles on distingue des débris de carapace et d'articles d'Insectes, des écailles de Lépidoptère, etc.

Les filaments fongiques, hyalins et à structure continue, ne sont pas abondants dans les préparations. Quelques-uns sont terminés par un sporange de 40 à 50 μ de diamètre. Les spores libres, relativement nombreuses, de forme ovoïde, mesurent 10 à 13 μ de long sur 5 à 8 μ de diamètre.

Ces échantillons impurs et en mauvais état ne permettent ni identification, ni rapprochement avec aucune espèce connue.

Genre SAPROLEGNIA Nees von Esenbeck, 1823.

Saprolegnia Thureti de Bary, 1881 (v. A. Fischer, 1892).

Provincia de Tarragona (*Espagne*). — Cuova Yerret à Alfara, part. de Tortosa (23-V-14), n° 790.

Sur Coléoptère.

Les filaments, hyalins, couvrent d'un gazon très dense la face inférieure et les flancs de l'Insecte. Sur le dos, ils bordent les élytres. Leur extrémité libre est terminé par un sporange faiblement renflé en massue.

Échantillons non déterminés.

Département de l'Ardèche (*France*). — Grotte de Remène, commune de Rosières, canton de Joyeuse (9-I-14), n° 759.

Les filaments non cloisonnés, de coloration jaunâtre, de 6 à 7 μ de diamètre, sont lâchement enchevêtrés. Dans la masse on observe de nombreux corpuscules à contenu finement granuleux et mesurant environ 50 μ de diamètre. Ces corpuscules sont entourés de ramifications digitées provenant des filaments avec lesquels ils sont en contact

(fig. 1). Il se produit ici un phénomène analogue à celui qui est décrit et figuré par G. Bainier, **1884**, p. 212. et **1903**, p. 153, à propos de son *Mucor parasiticus* = *Parasitella simplex.*

Provincia de Alicante (*Espagne*). — Cueva de las Palomas de Calpe à Calpe, part. de Denia (16-IV-17), n° 854.

Enchevêtrement de fins et longs filaments, non cloisonnés et hyalins,

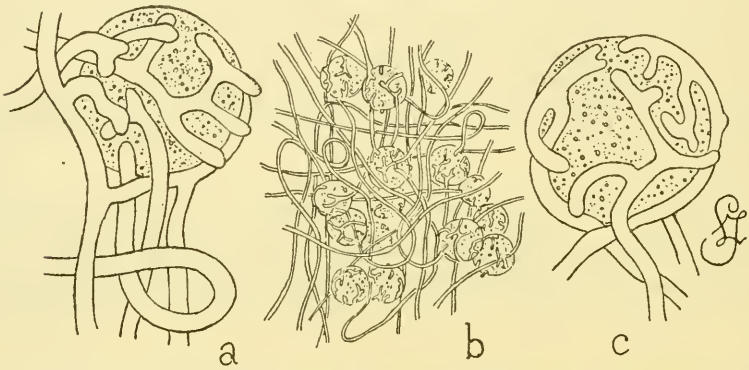


Fig. I. — *b*. Enchevêtrement mycélien et corpuscules. Gross. 90. — *a* et *c*. Corpuscules entourés par les ramifications digitées des filaments. Gross. 450.

englobant des débris d'Insectes. Aucune indication de Sporangiophore.

Département du Jura (*France*). — Grotte de Baume-les-Messieurs, commune de Baume-les-Messieurs, canton de Voiteur (25-VII-16), n° 892.

Sur crottes de Chauves-souris.

Les filaments mycéliens entourent les crottes d'un feutrage lâche, présentant çà et là quelques débris de sporange et quelques spores.

III. ASCOMYCÈTES

1. Gymnoascées

Genre **GYMNOASCUS** Baranetzky, **1872**.

Gymnoascus Reessii Baranetzky (v. G. Winter, **1887**).

Département du Doubs (*France*). — Grotte des Faux-Monnayeurs, commune de Mouthier-Haute-Pierre, canton d'Ornans (27-IV-16), n° 818.

Petites masses floconneuses d'un blanc sale, jaunâtre, ayant comme substratum une petite crotte. Ces masses sont constituées par des filaments hyalins lâchement enchevêtrés. A la dilacération, sous la loupe, l'enchevêtrement cède facilement et se laisse décomposer en un très grand nombre de petites pelotes sphériques dont le diamètre moyen est de 150 μ environ. Elles sont elles-mêmes le résultat d'un enchevêtrement beaucoup plus dense, beaucoup plus serré. Elles offrent plus de résistance à la dilacération. Leur masse interne est formée d'un nombre considérable de corpuscules parfaitement sphériques. Ce sont des asques ayant 7 μ environ de diamètre et renfermant chacun 8 spores ovoïdes de 2 μ 5 sur 3 μ en moyenne.

Ces spores sont donc un peu plus petites que dans le type où elles présentent 4 μ 5 de long sur 3 à 3 μ 5 d'épaisseur (G. WINTER, 1887, p. 15).

2. Pyrénomycètes

Genre CHAETOMIUM Kunze, 1817.

Chaetomium elatum Kunze (v. Bainier, 1919, p. 212).

Département du Gard (*France*). — Grotte du Salpêtre de Corconne, canton de Quissac (2-I-14), n° 745.

Sur des débris de bois.

Chaetomium sp.

Département de l'Ardèche (*France*). — Grotte du Soldat, commune de Labeaume, canton de Joyeuse (9-I-14), n° 758.

Une vingtaine de carpophores détachés de leur substratum qui est inconnu.

Ces carpophores, de forme ovoïde allongée, mesurent de 400 à 600 μ et ont un diamètre de 250 μ environ dans leur région renflée. Leur corps est hérissé de fulcres simples, rigides, bruns, cloisonnés, presque tous tronqués à leur extrémité. Les fulcres qui entourent l'ostiole ont 5 μ environ de diamètre ; ils sont recourbés en crosse ou forment 2 ou 3 tours de spire au voisinage du sommet ; leur surface est, le plus souvent, verruqueuse. Les spores, à membrane brune, ont la forme d'un citron et mesurent de 6 à 7 μ de long sur 4 à 5 μ de diamètre.

Cette espèce paraît devoir être rapprochée du *Chaetomium comosum* Bainier sans pouvoir lui être identifiée.

Genre **CORDYCEPS** Fries, 1818.

Cordyceps sp.

Provinz Krain (*Autriche*). — Lucova jama, Ober Skrill, Bezirk Gottschee (1-V-14), n° 777.

Sur le corps de gros papillons.

Appareils de couleur jaune brunâtre, charnus, dressés, mesurant de 5 à 8 mm. de hauteur et environ 0 mm. 5 de diamètre. La région terminale, irrégulière, est plus épaisse et surmontée souvent d'une pointe en forme d'alène ; sa surface est couverte de protubérances sphériques ou ovoïdes ayant l'apparence de périthèces. La présence d'asques n'a pu y être révélée.

Le port et la forme de ce Champignon, autant que son substratum, autorisent son rapprochement du *Cordyceps Sphingum* déjà rencontré dans des conditions identiques (LAGARDE, 1913, p. 282).

Genre **USTULINA** Tulasne, 1863.

Ustulina vulgaris ? Tulasne, 1863, p. 23.

Département de la Haute-Saône (*France*). — Grottes de Gonvillars, commune de Gonvillars, canton d'Héricourt (16-V-16), n° 821.

Croûtes charbonneuses, indépendantes de leur substratum qui demeure inconnu. Les coupes se brisent sous le rasoir. Aucune trace d'asques ni de spores.

C'est probablement un stroma d'*Ustulina vulgaris*.

3. **Discomycètes**

Genre **OMBROPHILA** Fries, 1849.

Ombrophila janthina Karsten, 1871, p. 88.

Département de l'Hérault (*France*). — Baume Cellier, commune de Saint-Guilhem-le-Désert, canton d'Aniane (27-XII-13), n° 736.

Sur petit fragment de bois.

Une dizaine d'individus très courtement pédicellés et paraissant appliqués sur le substratum. Disque légèrement convexe, de forme circulaire (apparence de petits boutons de guêtre). Diamètre variant de 1 mm. 4 à 2 mm. 5. Couleur jaunâtre pâle. Consistance trémelloïde.

Ecrasement facile, par pression, sur la lamelle. Asques claviformes, environ 50 μ de longueur sur 6 μ de diamètre. Paraphyses grêles. Spores elliptiques de 6 μ 5 à 7 μ 5 sur 3 μ de diamètre, présentant intérieurement deux fines gouttelettes.

Genre **HYALINIA** Boudier, 1885.

Hyalinia dilutella (Fries) Boudier 1907, p. 104.

Département de l'Hérault (France). — Grotte de Cesteragne, commune de Pégairolles-de-Buèges, canton de Saint-Martin-de-Londres (31-XII-13), n° 742.

Petit Discomycète à marge irrégulièrement dentée, fixé sur de menus débris de bois. Diamètre 1 à 5 mm. Couleur chamois clair. Asques de 50 μ de long sur 6 μ de diamètre environ. Spores allongées, légèrement fusiformes, de 6 μ de long sur 2 μ de diamètre. Paraphyses filiformes.

Genre **SCLEROTINIA** Fuckel, 1869.

Département du Gard (France). — Grotte du Salpêtre de Corconne, commune de Corconne, canton de Quissac (2-I-14), n° 745.

Appareil fructifère constitué par de longs cordons blancs de 150 à 200 μ de diamètre. Ces cordons présentent deux ou trois ramifications terminées chacune par un disque de 1 mm. environ de diamètre. La partie inférieure de ce disque se montre formée par des filaments de 5 μ de diamètre et à éléments cellulaires à peu près isodiamétriques. La cellule terminale, libre, est légèrement renflée jusqu'à 6 à 7 μ et faiblement allongée en poil très

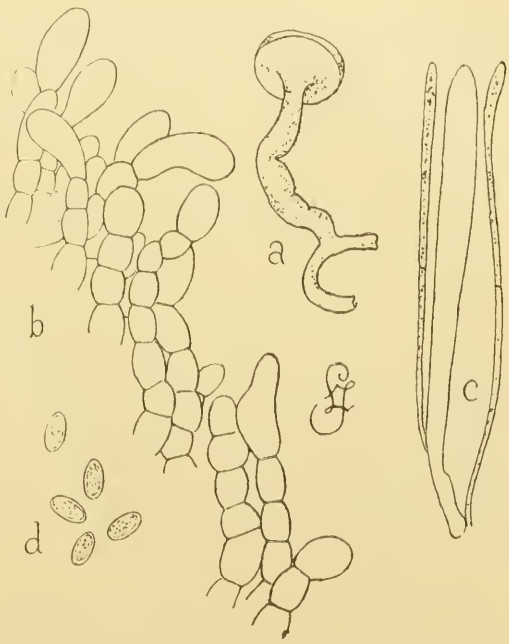


Fig. 11. — *a*. Rameau terminé par un carpophore. Gross. 15. — *b*. Revêtement du carpophore. Gross. 900. — *c* et *d*. Asque, paraphyses et spores. Gross. 1200.

court. La partie supérieure, déprimée en cupule, porte l'hyménium. Les asques mesurent de 50 à 60 μ de long sur 3 à 4 μ de diamètre. Ce diamètre s'atténue insensiblement du sommet vers la base où il a environ 1 μ 5. Les paraphyses sont filiformes et ont 0 μ 6 de diamètre. Les spores, ovoïdes, sont très petites, 4 à 4 μ 5 sur 2 μ 5 (fig. 11).

Remarque. — Les cordons qui portent les carpophores sont rompus à leur base. C'est donc avec doute que je fais rentrer ces échantillons dans le genre *Sclerotinia*.

Genre **DASYSCYPHA** Fries, 1823.

Dasyscypha virginea (Batsch) Fuckel, **1869**, p. 305.

Département de l'Aude (*France*). — Grotte de Limouzis, commune de Limouzis, canton de Conques (24-XI-13), n° 724.

Petit Discomycète blanc, pédicellé.

Hauteur totale : 1/2 à 1 mm. ; diamètre de la cupule : 0,4 à 0,7 mm. Disque plan ou peu excavé à la partie supérieure, atténué vers la base en un tronc de cône surbaissé, couvert extérieurement de poils blancs très fins. Hyménium de 50 μ environ d'épaisseur. Les paraphyses, en forme de fuseau effilé à l'extrémité, font saillie au-dessus de l'hyménium de 10 μ environ. Asques en forme de massue, mesurant 3 à 4 μ dans leur plus grand diamètre et ayant 30 μ de longueur. Chaque asque contient 8 spores disposées dans la région supérieure, soit en deux rangs, soit obliquement en un seul rang. Ces spores ont la forme de petits bâtonnets arrondis aux extrémités et légèrement renflés dans leur région médiane. Elles mesurent 4 à 5 μ de long et 1 μ de diamètre. Les paraphyses ont de 40 à 50 μ de long sur 2 μ de diamètre.

Le pédicelle est constitué par un enchevêtrement d'hyphes sensiblement parallèles à l'axe. Elles mesurent de 2 à 5 μ de diamètre ; leurs éléments cellulaires ont de 15 à 20 μ de long. Au sommet du pied, ces hyphes s'étalent en éventail sur la base du disque. Elles se différencient vers l'extérieur en augmentant leur diamètre qui atteint de 5 à 8 μ et en diminuant la longueur de leurs cellules. Elles constituent ainsi un revêtement différencié. Ce revêtement porte des poils hyalins un peu renflés vers leur extrémité. Ces poils cloisonnés, à contenu granuleux, ont de 1 μ à 1 μ 5 de diamètre et environ 60 μ de longueur.

Genre **TRICHOSCYPHA** Boudier, 1885.

Trichoscypha resinaria ? (Phillips) Boudier, 1907, p. 125.

Département du Doubs (*France*). — Grotte de Gousans, commune de Gousans, canton de Roulans (7-VI-16), n° 824.

Petit Discomycète, à pédicelle très court. Support inconnu. Marge et revêtement externe couverts de nombreux poils hyalins.

Hauteur totale : 1 à 2 mm. ; diamètre du disque : 1 à 3 mm. ; longueur du pédicelle : 1/2 mm. environ. Les asques mesurent 50 μ de long sur 4 μ de diamètre ; ce diamètre s'atténue insensiblement vers la base. Paraphyses linéaires, bourrées de fines granulations réfringentes. Spores ellipsoïdes, de 3 sur 1 μ, contenant aussi des granulations. Les poils hyalins atteignent et dépassent quelquefois 100 μ de longueur ; leur diamètre varie de 1 à 3 μ ; ils sont cloisonnés, plus ou moins flexueux, et d'apparence rugueuse extérieurement.

Remarque. — Par ses réceptacles brièvement pédicellés, par ses paraphyses linéaires, par ses spores ellipsoïdes, ce Discomycète se range dans le genre *Trichoscypha* de Boudier. Il paraît se rapprocher du *Trichoscypha resinaria* sans pouvoir lui être identifié avec certitude.

IV. BASIDIOMYCÈTES

1. Hyménogastrées

Genre **HYMENOGASTER** Vittadini, 1831.

Hymenogaster vulgaris Tulasne, 1862, p. 67.

Département de l'Ardèche (*France*). — Grotte du Cuivre, commune de Chassagne, canton des Vans (7-I-14), n° 755.

Un seul exemplaire de forme sphérique mesurant 7 mm. de diamètre, présentant de grandes cavités irrégulières. Les spores, de couleur brune, sont fusiformes et mesurent de 18 à 30 μ de long sur 10 à 14 μ dans leur plus grand diamètre.

2. Téléphorées [1]

Genre **PENIOPHORA** Cooke.

Peniophora quercina (Fries) Cooke (v. Saccardo, 1888, p. 641).

Département de l'Hérault (*France*). — Grotte de la Coquille, commune de Cesseras, canton d'Olonzac (25-XI-13), n° 730.

1. Nous devons des remerciements à notre ami M. L. Maire, chef des travaux à la Faculté de Pharmacie, qui a bien voulu revoir, avec nous, tous nos échantillons d'Hyménomycètes.

Département du Gard (*France*). — Baume de Gour, commune de Pompignan, canton de Saint-Hippolyte-du-Fort (1-I-14), n° 744.

Genre **THELEPHORA** Ehrhenberg.

Thelephora spiculosa ? Fries, **1821**, p. 434.

Provinz Krain (*Autriche*). — Grotte de Luegg à Luegg, Bezirk Adelsberg (26 IV-14), n° 773.

Minuscules et nombreuses arborescences buissonnantes, abondamment ramifiées, à ramuscules enchevêtrés.

Couleur brun-rougeâtre foncé. Les sections transversales et longitudinales des rameaux montrent, à la périphérie, des filaments abondamment cloisonnés, concrescents en un pseudo-parenchyme. Les membranes des éléments cellulaires sont épaisses et colorées en brun-rougeâtre. La région interne est formée de filaments incolores, lâchement enchevêtrés.

Ce n'est qu'avec doute que l'on peut rapporter ces échantillons au *Thelephora spiculosa*.

Genre **STEREUM** Persoon, **1797**, p. 30.

Département du Gard (*France*). — Grotte de Trabuc, commune de Mialet, canton de Saint-Jean-du-Gard (3-I-14), n° 746.

Echantillon fongique isolé de tout substratum, constitué par un disque de 1 cm. de diamètre, épais, légèrement convexe, à bords involutés et surmontant un pédicelle très court, en forme de cône tronqué renversé.

La structure montre une masse dense, ferme, due à une coalescence de filaments à parois épaisses et incolores. Les extrémités forment à la face supérieure du disque des agglomérations qui lui donnent un aspect rugueux ; à la face inférieure, les filaments libres donnent, par leur ensemble, un revêtement pileux assez rude au toucher.

Aucune trace de spores.

Cette structure permet de faire entrer cet échantillon fongique dans la série des *Stereum* ; il paraît difficile de lui attribuer une place dans cette série.

3. **Agaricinées**

Genre **CLITOCYBE** Fries, **1821**.

Provinz Krain (*Autriche*). — Grotte de Luegg à Luegg, Bezirk Adelsberg (26-IV-14), n° 733.

Chapeau infundibuliforme, très épais, mou, de consistance presque trémelloïde, déformé, de couleur crème clair. Lamelles atrophiées. Forme monstrueuse.

Genre **MYCENA** Fries, 1821.

Mycena flavo-alba Fries, Epicr., p. 103.

Département du Doubs (*France*). — Grotte des Cavottes, commune de Montrond, canton de Quingey (Hiver 17), n° 880.

Quatre échantillons à très long pédicelle (78 mm.). Chapeau de 2 à 6 mm. de diamètre, convexe et glabre.

Couleur blanc crème. Lamelles espacées, blanches.

Mycena gypsea Fries, Epicr., p. 104.

Provincia de Guipúzcoa (*Espagne*). — Cuevas de Aitzulupe à Leaburu, part. de Tolosa (7-XI-17), n° 868.

Cinq échantillons. Chapeau blanc crème, de 6 à 15 mm. de diamètre, campanulé, parfois presque plan et à bords redressés, très mince, hyalin. Lamelles libres ou peu adhérentes, d'inégale longueur, nombreuses. Pied grêle, un peu renflé à la base hérissée de quelques poils. Longueur : 3 cm. Sur quelques échantillons le pied est sectionné. Spores incolores, ovoïdes, mesurant 7 μ sur 4 μ environ.

Mycena polygramma (Bulliard), Fries, 1821, p. 146.

Provinz Krain (*Autriche*). — Lucova jama, Ober Skrill, Bezirk Gottschee (1-V-14), n° 777.

Un exemplaire unique, à chapeau atrophié, mesurant 1/2 cm. environ. Le pédicelle, long de 7 cm., est strié dans toute sa longueur ; il est hérissé et radicant à la base.

Mycena vitilis Fries, Epicr., p. 113.

Provinz Krain (*Autriche*). — Lucova jama, Ober Skrill, Bezick Gottschee (1 V-14), n° 777.

Un seul exemplaire. Chapeau très mince, diaphane, de 7 mm. environ de diamètre. Pied filiforme, flexueux, de 90 mm. de long. Lamelles inégales, adhérentes et même un peu décurrentes.

Mycena supina Fries, **1821**, p. 142.

Département de l'Hérault (*France*). — Grotte du Bois Delon, commune de Brissac, canton de Ganges (28-XII-13), n° 737.

Exemplaire unique. Chapeau blanc, très mince, diaphane, de 4 mm. de diamètre. Pied filiforme, très long (sur l'échantillon il est incomplet et mesure 80 mm.) ; diamètre 3/10 de mm. Lamelles larges, ventrues, libres ou très faiblement adhérentes.

Mycena stylobates (Persoon) Fries, **1821**, p. 153.

Provinz Krain (*Autriche*). — Lucova jama, Ober Skrill, Bezick Gottsche (1-V-14), n° 777.

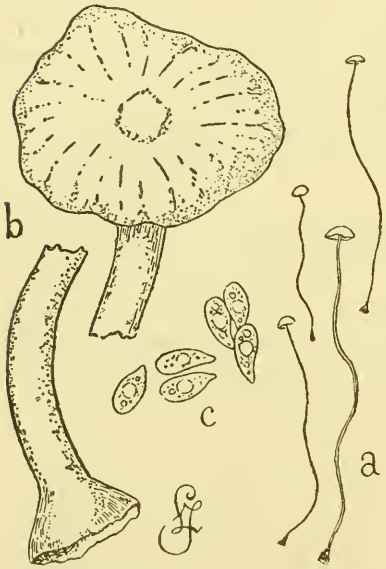


Fig. III. — *a*. Echantillons grand. nat. — *b*. Chapeau et base du pied. Gross. 12. — *c*. Spores. Gross. 900.

Chapeau très mince, diaphane, de 3 mm. de diamètre environ, convexe, strié. Pied filiforme ayant environ 40 mm. de long et 0,4 mm. de diamètre, très évasé à la base en un tronc de cône surbaissé dont le diamètre basilaire est de 1 mm. 6. Lamelles libres, ventrues, espacées. Spores ellipsoïdes, de 8 à 10 μ de long sur 2,5 à 3,5 μ de diamètre (fig. III).

Mycena Mucor (Batsch) Fries, **1821**, p. 155.

Provincia de Navarra (*Espagne*). — Cueva de Martinchurito I à Larraun, part. de Pamplona (9-XI-17), n° 870.

Chapeau convexe, puis plan et à bords relevés, de 1 à 3 mm. de diamètre. Pied capillaire, flexueux, de 40 mm. de long. Lamelles adnées, presque libres, assez larges, nombreuses.

Mycena capillaris (Schumacher) Fries, **1821**, p. 160.

Département de l'Hérault (*France*). — Grotte de Cesteragne, commune de Pégairolles-de-Buèges, canton de Saint-Martin-de-Londres (31-XII-13), n° 742.

Chapeau blanc, diaphane. Pied filiforme, de 0,2 à 0,3 mm. de diamètre et de 4 à 8 cm. de long. Lamelles adnées. Spores ovoïdes, de 6 à 8 sur 3 à 4 μ.

Mycena sp.

Département du Gard (*France*). — Baume du Gour, commune de Pompignan, canton de Saint-Hippolyte-du-Fort (1-I-14), n° 744.

Quelques échantillons. Chapeau membraneux, campanulé, convexe au sommet ; diamètre 1 mm. 5 environ. Pied filiforme, atteignant 10 mm. sur un échantillon. Lamelles adhérentes.

Provinz Krain (*Autriche*). — Grotte de Luegg à Luegg, Bezirk Adelsberg (26-IV-14), n° 773.

Un seul exemplaire. Couleur blanc crème, Chapeau convexe, de 1 mm. de diamètre. Pied de 12 mm. de long sur 2/10 de mm. de diamètre, hérissé de quelques poils tout à fait à la base. Lamelles peu nombreuses (une dizaine), peu saillantes, très espacées.

Genre **OMPHALIA** Fries, 1821.

Omphalia scyphoides Fries, 1821, p. 163.

Provincia de Guipúzcoa (*Espagne*). — Cuevas de Iturmendi à Hernani, part. de San Sebastian (3-IX-17), n° 861.

Chapeau blanc, soyeux, de 1 cm. de diamètre, ombiliqué, brunâtre au centre. Pied blanc, long de 25 mm. Lamelles blanc crème, faiblement décurrentes, nombreuses et serrées. Un seul exemplaire.

Omphalia integrella Persoon.

Département de l'Ardèche (*France*). — Grotte du château d'Ebbou, commune de Vallon, canton de Vallon (10-I-14), n° 761.

Echantillon unique, fixé sur débris de bois pourri. Chapeau très mince, diaphane, ombiliqué, de 2 mm. 5 de diamètre. Pied filiforme de moins de 2/10 de mm. de diamètre et de 5 cm. de long. Lamelles très espacées, peu saillantes, à peine décurrentes.

Omphalia polyadelpha Lasch.

Provincia de Navarra (*Espagne*). — Cueva Akelar à Larraun, part. de Pamplona (9-XI-17), n° 869.

Champignon de très petite taille. Chapeau blanc, convexe, de 1 mm.

de diamètre. Pied filiforme, de 12 mm. de long, villeux à la base. Lamelles espacées, peu saillantes, peu décurrentes. Un exemplaire.

Genre **MARASMIUS** Fries, Epicr., p. 372.

Marasmius ramealis (Bulliard) Fries, Epicr., p. 381.

Provincia de Guipúzcoa (*Espagne*). — Cueva de Landarbastro C à Renteria, part. de San Sebastian (28-VII-17), n° 857.

Un seul exemplaire. Chapeau convexe, fauve foncé vers le centre, plus clair à la périphérie, de 3 mm. de diamètre. Pédicelle de 40 mm. de long, filiforme. Lamelles adnées, blanc crème.

Marasmius epiphyllus Fries, Epicr., p. 386.

Département de l'Ardèche (*France*). — Grotte du Cuivre, commune de Chassagne, canton des Vans (7-I-14), n° 755.

Champignon blanc. Chapeau de 2 à 3 mm. de diamètre. Pied filiforme, 2/10 de mm. de diamètre et 35 mm. de long, finement pruineux, un peu villeux à la base. Lamelles peu saillantes, espacées, adhérentes ou faiblement décurrentes.

Provincia de Guipúzcoa (*Espagne*). — Cueva de Oriamendi à Hernani, part. de San Sebastian. (27-VIII-17), n° 860.

Trois petits exemplaires présentant les mêmes caractères que le précédent.

Genre **PANUS** Fries, Epicr., p. 396.

Provinz Krain (*Autriche*). — Grotte d'Adelsberg à Adelsberg, Bezirk Adelsberg (25 IV-14), n° 772.

Un seul échantillon déformé, classé, avec doute, dans ce genre *Panus*.

Genre **SCHIZOPHYLLUM** Fries, 1815.

Schizophyllum commune Fries, 1821, p. 330.

Provincia de Baleares (*Espagne*). — Cueva argentera à Santa-Eulàlia, part. de Ibiza (15-III-17), n° 847.

Un seul exemplaire présentant un pied latéral de 2 cm. 1/2 de long continué par un chapeau étalé en éventail de 1 cm. 5 de largeur.

Genre **PHOLIOTA** Fries, 1821.

Pholiota unicolor Vahl (v. Saccardo, 1887, p. 759).

Provincia de Guipúzcoa (*Espagne*). — Grotte del Kursaal à Alza, part. de San Sebastian (16-VIII-17), nº 859.

Champignon couleur terre d'ombre, de 5 à 6 cm. de haut. Chapeau ayant 1 cm. 1/2 de diamètre. Pédicelle fistuleux, de 3 mm. de diamètre en moyenne, légèrement plus épais à la base et allant en s'atténuant vers le sommet. Les échantillons présentent, au voisinage du sommet, les traces, très apparentes, d'un anneau disparu. Feuillets nombreux, serrés, adhérents, de couleur cannelle. Spores ocracées, ovoïdes, de 6 à 8 μ de long sur 4 à 5 μ de diamètre. Cystides renflées, de 9 à 10 μ de diamètre, surmontées d'une protubérance conique qui atteint 4 μ de hauteur (fig. IV).

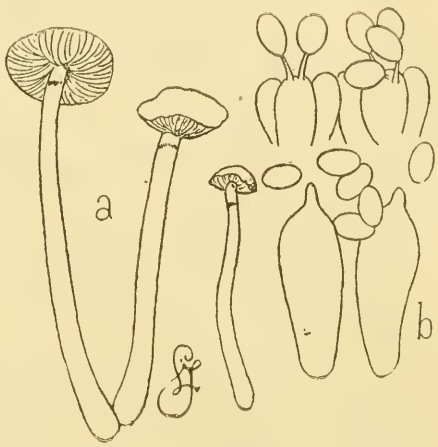


Fig. IV. — *a*. Echantillons grand. nat. — *b*. Basides cystides et spores. Gross. 900.

Genre **NAUCORIA** Fries, 1821.

Naucoria camerina Fries, Epicr., p. 196.

Provincia de Guipózcoa (*Espagne*). — Cueva de Austokieta à Lizargua, part. de Tolosa (4-X-17), nº 865.

Echantillon unique. Substratum inconnu. Chapeau de 18 mm. dans son plus grand diamètre, à bords relevés, formant une sorte de coupe à cavité naviculaire. Pied cylindrique, tordu, de 35 mm. de long et un diamètre de 3 mm., lisse, creux dans toute sa longueur. Feuillets à peine adhérents, presque libres, nombreux, serrés. Spores ocracées brunâtres, ovoïdes, de 6 sur 4 μ. Cystides brunes, pyriformes de 20 μ de long sur 7 à 8 μ dans leur plus grand diamètre.

Le Champignon est de couleur brun roussâtre.

Genre **COPRINUS** Persoon, 1797.

Coprinus tomentosus Fries, Epicr., p. 246.

Provinz Küstenland (*Autriche*). — Kromprinz-Rudolf-Grotte à Divaca, Bezirk Sezana (5-V-14), n° 780.

Deux exemplaires de 6 cm. de hauteur. Chapeau campanulé, gris, strié, couvert de petites mèches fibrilleuses sauf sur son sommet qui est de couleur plus claire. Pédicelle fistuleux, velouté. Feuillets libres, violet-noir. Spores noires, ovoïdes, en forme de citron ; dimensions 8 à 9 μ sur 6 à 7 μ, un peu plus petites que dans le type.

Coprinus plicatilis (Curt.) Fries, Epicr., p. 252.

Provinz Krain (*Autriche*). — Grotte d'Adelsberg à Adelsberg, Bezirk Adelsberg (25-IV-14), n° 772.

Chapeau très mince, ovoïde, campanulé. Sur un échantillon, la trame du chapeau, détruite entre les feuillets, laisse ceux-ci libres au sommet du pédicelle et flottant dans le liquide conservateur. Pédicelle cylindrique, mince et creux. Spores brunes, ovoïdes, de 10 à 13 μ sur 6 à 8 μ.

Coprinus sp.

Provincia de Huesca (*Espagne*). — Cueva del Orso de Anso à Anso, part. de Jaca (29-VII-14), n° 876.

Deux échantillons de 5 cm. de hauteur. Chapeau blanc, diaphane, avec feuillets transparaissant en noir ; diamètre : 4 à 5 mm. Pédicelle long et grêle, ayant 5 à 6/10 de mm. de diamètre et 5 cm. de longueur. Feuillets noirs, libres, nombreux. Spores noires, ovoïdes, de 7 à 9 μ sur 4 à 6 μ.

Fragments d'Agaricinées.

Département de la Dordogne (*France*). — Grottes du Souci, commune de Cubjac, canton de Savignac-les-Eglises (28-VIII-15), n° 800.

Trois fragments d'Agaricinées, de couleur blanche. Chapeaux de 1 mm. de diamètre environ. Pédicelles de 2/10 de mm. de diamètre.

Provincia de Navarra (*Espagne*). — Cueva Akelar à Larraun, part. de Pamplona (9-XI-17), n° 869.

Deux cordons cylindriques blancs, l'un de 120 mm. et l'autre de 76 mm. de longueur et ayant environ 1/2 mm. de diamètre. Ce sont des pédicelles ou des fragments de pédicelles d'Agaricinée. Aucune trace de chapeau.

V. FUNGI IMPERFECTI

1. Sphaeropsidées

Genre **PIROSTOMA** Fries, Sum. Veg. Sc., p. 395.

Département du Gard (*France*). — Grotte de Tharaux, commune de Tharaux, canton de Barjac (5-I-14), n° 750.

Sur débris de feuilles indéterminables.

Quelques pycnides en forme de bouclier, de couleur charbonneuse, avec petit orifice au centre.

C'est avec doute que je rapporte au genre *Pirostoma* cet échantillon sur lequel je ne trouve aucun organe reproducteur.

2. Hyphomycètes

a. MUCÉDINÉES

Genre **SPOROTRICHUM** Link.

Sporotrichum polysporum Link (v. Saccardo, **1886**, p. 98).

Département de l'Ardèche (*France*). — Grotte de Banne, commune de Banne, canton des Vans (6-I-14), n° 752.

Petits amas cotonneux, blancs, irréguliers, mesurant environ 2 mm. fixés sur des fragments de vieille écorce. Ces amas sont constitués par un enchevêtrement très lâche de fins filaments hyalins de 1 μ environ de diamètre totalement masqués par une quantité innombrable de conidies globuleuses qui prennent naissance sur toute l'étendue des filaments et sont fixées sur un très grêle et très court stérigmate. Le diamètre de ces conidies varie de 1 à 1 μ 1/2.

Sporotrichum sp.

Département du Doubs (*France*). — Grotte Saint-Léonard supérieure, commune de Besançon, canton de Besançon-Sud (Eté 1916), n° 883.

Sur des fragments de vieilles écorces. Petits amas blancs, cotonneux, irréguliers, de 2 mm. environ, constitués par des filaments hyalins de 2 à 3 μ de diamètre. Ces filaments, ramifiés et cloisonnés, portent, pour

la plupart, sur toute leur étendue, des conidies isolées, sphériques ou subsphériques, de 6 μ environ de diamètre, surmontant un très court stérigmate.

Remarque. — Cet échantillon, présentant les caractères macroscopiques du précédent, s'en distingue par le diamètre, beaucoup plus grand, des filaments et des conidies.

Genre **BEAUVERIA** Vuillemin, 1912.

Beauveria globulifera Picard, 1913, p. 160.

Département de l'Aude (*France*). — Grotte de Gazel, commune de Sallèles Cabardès, canton de Conques (23-XI-13), n° 727.

Enchevêtrement cotonneux, blanc, très serré, sur le corps d'un petit Diptère.

La dilacération, sous le microscope, permet de résoudre cet enchevêtrement en un nombre considérable de glomérules globuleux de 40 à 50 μ de diamètre. Chacun de ces glomérules est constitué par un lacis de filaments très fins et de conidies sphériques ou ovoïdes de très faibles dimensions, 2 μ environ sur leur plus grand axe.

Département du Doubs (*France*). — Grotte de Gonsans, commune de Gonsans, canton de Roulans (7-VI,-16), n° 824.

Enchevêtrement cotonneux, blanc, enveloppant complètement le corps d'Opilionidés et s'étendant le long des pattes.

Département du Doubs (*France*). — Grotte Saint-Léonard supérieure, commune de Besançon, canton de Besançon-Sud (Eté 16), n° 883.

Sur Opilionides. Corps de l'hôte totalement envahi par un enchevêtrement dense de filaments. L'ensemble apparaît comme un petit flocon d'ouate. A un grossissement de 30, la masse se montre constituée par de petits amas globuleux.

Remarque. — Les trois échantillons figurant sous les n°s 727, 824 et 883 sont identiques à ceux décrits et figurés dans Biospeologica (Lagarde, **1913**, p. 289, et **1917**, p. 294) sous les n°s 160 et 591.

Mucédinée verticilliée.

Département du Doubs (*France*). — Grotte Maillot, commune de Beure, canton de Besançon-Sud (Hiver 17,) n° 885.

Sur petit Diptère. Le corps et les pattes sont recouverts d'un feutrage

très lâche de filaments hyalins ramifiés. Les rameaux terminaux sont souvent verticillés par 3-5. Les filaments mesurent de 3 à 4 μ de diamètre.

Filaments de Mucédinée.

Département de l'Hérault (*France*). — Grotte de l'Hortus, commune de Valflaunès, canton de Claret (26-XII 13), n° 734.

Au milieu de débris d'Insectes, tels que fragments de corselet, de pattes, d'ailes, etc., on trouve des filaments hyaliens, cloisonnés, de faible diamètre. Absence d'appareil reproducteur et de conidies.

b. DÉMATIÉES

Genre **ÉCHINOBOTRYUM** Corda.

Echinobotryum parasitans Corda, **1840**, p. 17.

Département du Doubs (*France*). — Grotte Saint-Léonard supérieure, commune de Besançon, canton de Besançon-Sud (Eté, 16), n° 883.

Agglomération de conidies rencontrées au milieu des filaments d'un *Sporotrichum*. Ces conidies, de couleur roussâtre, tachetées de brun, ont la forme d'une poire et mesurent environ 8 μ de diamètre sur 12 μ de longueur, y compris le col. Ce col ne dépasse guère 4 μ de long et est plus réduit que dans le type.

Genre **CLATEROSPORIUM** (Schw.) Saccardo.

Claterosporium atrum (Link) Saccardo.

Département de l'Aude (*France*). — Grotte de Limouzis, commune de Limouzis, canton de Conques (24-XI-13), n° 724.

Dans le tube n° 742, contenant quelques échantillons de *Dasycypha virginea*, se trouvent des débris de filaments bruns, irréguliers, cloisonnés, mélangés à des conidies brunes, oblongues, plus ou moins allongées et présentant de 2 à 6 cloisons. Leur longueur varie le plus fréquemment entre 8 et 40 μ, mais peut dépasser cette dernière dimension. Le nombre de cloisons est, le plus souvent, de 2 à 3.

L'état de l'échantillon ne permet pas une identification rigoureuse avec le type.

Dématiée indéterminable.

Provinz Krain (*Autriche*). — Mrzla jama à Blaska Poliza, Bezirk Loitsch (28-IV-14), n° 775.

Filaments enchevêtrés en une petite pelote brunâtre, sans support. Ces filaments sont de deux sortes : les uns bruns, les autres hyalins ou légèrement jaunâtres.

Les filaments bruns, ramifiés, mesurent de 2 à 5 μ de diamètre. La longueur des articles cellulaires est de 15 à 60 μ. Les filaments clairs, font parfois suite aux précédents et paraissent correspondre aux parties jeunes du mycélium ; leur diamètre est plus petit.

On rencontre, disséminées dans l'enchevêtrement mycélien, des spores ovoïdes brunes, unicellulaires, mesurant 6 à 8 sur 10 à 15 μ. Aucune d'elles n'a pu être vue en rapport avec les filaments fongiques.

Ce champignon fait partie de l'ensemble des Dématiées amérosporées, mais ne peut être, avec certitude, incorporé dans aucun genre de ce groupe.

c. HYALOSTILBÉES

Genre **ISARIA** Persoon, **1797.**

Isaria arachnophila Ditmar (v. Saccardo, **1886,** p. 587).

Département de l'Aude (*France*). — Grotte du cimetière de Sallèles, commune de Sallèles-Cabardès, canton de Conques (23-XI-13), n° 726.

Sur le corps et les pattes d'une Araignée. Enchevêtrement de filaments très fins, de 0 μ 6 à 1 μ 5 de diamètre, hyalins, à peu près isodiamétriques sur toute leur longueur. Ces filaments, peu ramifiés, sont irrégulièrement bifurqués à leur extrémité. Ils présentent latéralement de nombreux conidiophores qui portent des groupes de conidies ovoïdes, très petites, mesurant de 3 à 4 μ de long sur 1 à 1 μ 5 de diamètre.

Isaria felina (D. C.) Fries, **1829.**

Provincia de Alicante (*Espagne*). — Cueva Tallada à Denia, part. de Denia (10-IV-17), n° 852.

Sur petites agglomérations qui paraissent être des matières stercoraires.

Nombreux appareils conidiophores, blancs, de 1/2 cm. de hauteur en

moyenne. La moitié supérieure de chacun de ces appareils, renflée en fuseau, est conidifère. Elle est supportée par une région stérile, le pédicelle, dont le diamètre ne dépasse guère 1/10 de mm. Ce pédicelle est constitué par un ensemble de filaments hyalins, cloisonnés, de 3 μ environ de diamètre, disposés parallèlement en faisceau.

La région fertile présente sur sa périphérie, et tout le long des filaments qui la constituent, de courts rameaux renflés en massue, de 3 à 12 μ de long sur 2 à 3 μ de plus grand diamètre. Les conidies prennent naissance sur ces rameaux ; elles présentent parfois un très court stérigmate, plus ou moins apparent. Elles sont hyalines, ovoïdes et mesurent de 2,5 à 3 μ 5 de long sur 2 à 2 μ 5 de diamètre (fig. v).

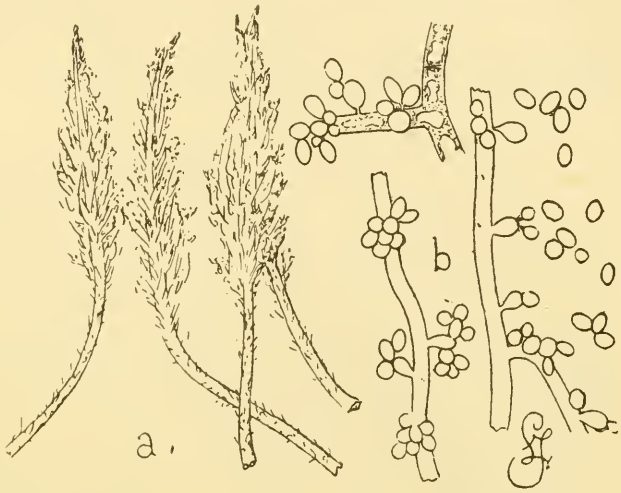


Fig. V. — *a*. Conidiophores. Gross. 12. — *b*. Filaments conidifères et conidies. Gross. 900.

Isaria sp.

Département du Doubs (*France*). — Grotte de la Baume Archée, commune de Mouthier-Haute-Pierre, canton d'Ornans (27 IV-16), n° 819.

Sur Trichoptères. Le corps est totalement recouvert par des amas floconneux blanchâtres, plus épais et plus denses au niveau des articulations. Ils forment, sous le corselet et sous l'abdomen, des coussinets du milieu desquels s'élèvent de petits organes filiformes, parfois bifurqués ou trifurqués au sommet; les extrémités sont, parfois aussi, légèrement renflées. Ces organes, de 1 cm. de long au maximum, mesurent de 3 à 4/10 de mm. de diamètre. Conidies non vues.

Département de la Côte-d'Or (*France*). — Grotte d'Antheuil, commune d'Antheuil, canton de Bligny-sur-Ouche (13-VI-15), n° 838.

Touffes buissonnantes s'échappant de chaque côté du corps d'un *Dip-*

tère, au niveau des articulations. Ces touffes sont constituées par des troncs basilaires, irréguliers, épais de 150 à 300 μ, donnant de nombreuses ramifications de plus en plus fines, à peine 10 μ vers leurs extrémités.

Troncs et rameaux sont dus à l'association de filaments incolores de 3 à 4 μ de diamètre, groupés parallèlement en faisceau. Ces filaments, à surface irrégulière, présentent de petites protubérances et de fines granulations superficielles. Conidies non vues.

Genre **TILACHLIDIUM** Preuss.

Tilachlidium Eleutheratorum (Nees) Vuillemin *(in litt.)*.

Synon. — *Isaria Guignardii* MAHEU, **1906**, p. 115.
Mahevia Guignardii (MAHEU) LAGARDE, **1917**, p. 292.

Département de l'Ardèche (*France*). — Grotte nouvelle de Vallon, commune de Vallon, canton de Vallon (8-I-14), n° 757.

Sur *Diaprydius caudatissimus*.

Département des Hautes-Pyrénées (*France*). — Grotte de Castel-Mouly, commune de Bagnères-de-Bigorre, canton de Bagnères-de-Bigorre (10-VIII-17), n° 844.

Sur *Aphaenops Leschenaulti*.

Provincia de Guipùzcoa (*Espagne*). — Cueva de Mendicute à Albistur, part. de Tolosa (9-X-17), n° 867.

Sur *Solphidés*.

REMARQUES. — Aucun des trois échantillons ne porte de conidies. Les cordons corémiens sont courts, en mauvais état, et les rameaux conidifères rares. Ces échantillons ne me permettent pas de compléter, ni de mieux préciser mes observations antérieures (LAGARDE, **1913**, p. 290, et **1917** *a*, p. 292) relatives à cet organisme. Je crois cependant nécessaire de revenir sur celles-ci.

En 1917, après avoir pris connaissance de mon mémoire, M. VUILLEMIN, me communiquait fort obligeamment, les résultats inédits d'observations qu'il avait faites sur un matériel récolté en juin 1913, par M. MERCIER, dans une galerie de mine de fer à Maxéville, près de Nancy. Le Champignon étudié était fixé sur *Quedius mesomelinus* Marsh, l'hôte de l'espèce de Maheu.

Les échantillons avaient permis à M. VUILLEMIN de relever certains caractères non apparents sur mon matériel conservé depuis plusieurs

années et ayant supporté plusieurs déplacements. Il pouvait observer « l'extension des sporophores jusqu'à la base des rameaux » et l'existence, en place, « de glomérules ovales, de deux ou de trois spores juxtaposées « sous une mince couche hyaline de mucilage qui agglutine les conidies. » Certains glomérules détachés de leur support contenaient jusqu'à six conidies.

Ces considérations avaient amené M. VUILLEMIN à classer ce Champignon dans le genre *Tilachlidium* et, l'identifiant avec *Isaria Eleutheratorum* Nees, il l'étiquetait *Tilachlidium Eleutheratorum*, confirmant ainsi le rapprochement que j'avais déjà fait (LAGARDE, **1913**, p. 292) entre l'espèce de Maheu et celle de Nees.

Les suggestions de M. VUILLEMIN me déterminèrent à revoir mon matériel et j'arrivai alors à cette conclusion que les conidies, souvent isolées, mais parfois aussi groupées par 2 ou 3, y sont toujours entourées, indépendamment de leur membrane propre, « d'une enveloppe supplémentaire » dont la paroi réfringente, nettement délimitée, constitue une sorte de coque distincte des conidies. (LAGARDE, **1917** *b*, p. 130, fig. b, c, d).

A cet état, et sous cette forme, la nature de cette enveloppe paraissait plutôt membraneuse que mucilagineuse.

M. VUILLEMIN, que j'informai du résultat de mes investigations en lui communiquant mes dessins, émit l'opinion « que l'enveloppe réfringente, « indépendante de la membrane propre de la conidie, est formée d'une « substance gluante limitée par un contour extérieur net. Le double « contour est un contour artificiel. »

Je publiai alors sous le titre : « A propos du *Mahevia Guignardii* » mes nouvelles observations qui mettaient au point les faits antérieurement observés. Je me gardai, toutefois, d'émettre aucune hypothèse, laissant ainsi à M. VUILLEMIN la possibilité de publier intégralement ses observations et de mettre lui-même l'espèce de Maheu à la place qu'il lui avait attribuée dans les cadres systématiques.

M. VUILLEMIN ne l'a point fait. Il me prie aujourd'hui, fort aimablement, de le faire.

Il est possible en effet, et cela me paraît à peu près certain, que l'enveloppe, nettement délimitée sous forme de membrane entourant les conidies isolées ou les petits glomérules conidiens observés sur le matériel fixé que j'ai étudié, soit le résultat artificiel de la contraction, sous l'influence du liquide fixateur, d'un mucilage identique à celui que M. VUILLEMIN a observé sur ses échantillons frais.

En admettant cette hypothèse, au moins vraisemblable, et devant l'identité reconnue des échantillons de Maheu, de ceux de Vuillemin et des miens, je dois faire entrer mon *Mahevia* dans le genre *Tilachlidium* et, avec M. VUILLEMIN, identifier *Isaria Guignardii* avec *Isaria Eleutheratorum*.

d. PHACOSTILBÉES

Genre **SPOROCYBE** (Fries) Bonorden.

Sporocybe sp.

Départements du Gard (*France*). — Grotte de Tharaux, commune de Tharaux, canton de Barjac (5-I-14), n° 750.

Appareils conidifères isolés au milieu de débris végétaux. Hauteur, 1/2 mm. environ. Le pédicelle a 15 μ de diamètre et est constitué par des filaments bruns de 2 μ de diamètre. Conidies ovoïdes ou sphériques, brunes, de 3 à 4 μ sur 4 à 5 μ.

Cette forme paraît se rapprocher beaucoup du *Sporocybe byssoides* sans pouvoir cependant lui être rigoureusement identifiée.

Département de l'Hérault (*France*). — Grotte des Rives, commune de Saint-André-de-Buèges, canton de Saint-Martin-de-Londres (29-XII-13), n° 738.

Petite agglomération de débris organiques portant de nombreux conidiophores formés chacun d'un faisceau de filaments à membrane brun foncé. Ces conidiophores, qui paraissent noirs, mesurent de 1/2 à 1 cm. de haut. Quelques-uns sont terminés par un léger renflement ellipsoïde constituant la région conidifère ; la plupart sont décapités.

Les filaments du pédicelle mesurent de 3 à 4 μ de diamètre. Les cloisons, très espacées, délimitent des cellules allongées pouvant atteindre 35 μ.

La région terminale, conidifère, est formée de filaments irrégulièrement ramifiés, portant latéralement, sur un court stérigmate, des conidies brunes, unicellulaires, à peu près isodiamétriques, mesurant entre 5 et 8 μ. Leur surface, irrégulière, présente parfois des ornements saillants en forme de réseau à très larges mailles.

Provincia de Navarra (*Espagne*). — Cueva de Martinchurito I à Larraun, part. de Pamplona (9-XI-17), n° 870.

Agglomération de débris organiques portant cinq conidiophores

de 1/2 cm. environ de hauteur. Région conidifère ovoïde de 120 μ sur 80 μ. Conidies unicellulaires, à peu près sphériques, brunâtres, plus ou moins claires, agglomérées en grand nombre sur les rameaux conidifères ; elles mesurent environ 2 μ de diamètre.

Genre **STYSANUS** Corda, **1837.**

Stysanus typhoides Lagarde, **1917,** p. 290.

Département du Gard (*France*). — Grotte de la Calmette, commune d'Allègre, canton de Saint-Ambroix (4-I-14), n° 748.

Sur crottes de Rongeur. Conidiophores en état de vétusté, mais présentant les caractères du type.

PHAEOSTILBÉE ?

Département de l'Hérault (*France*). — Grotte du bois de Madame, commune de Ganges, canton de Ganges (30-XII-13), n° 740.

Département du Gard (*France*). — Grotte de Bégué-Ponchon, commune de Pompignan, canton de Saint-Hippolyte-du-Fort (1-I-14), n° 743.

Département du Gard (*France*). — Baume des Italiens, commune de Méjeannes-le-Clap, canton de Barjac (5-I-14), n° 749.

Département de l'Ardèche (*France*). — Grotte du Cuivre, commune de Chassagne, canton des Vans (7-I-14), n° 755.

Les échantillons trouvés dans ces différentes grottes sont identiques. Ce sont des agglomérations de débris organiques (crottes de petits Mammifères probablement) portant des appareils pédicellés de 8 à 12 mm. de hauteur totale (fig. VI, *a*). Le tiers supérieur de ces appareils est occupé par un renflement ovoïde bien distinct du pédicelle. Examinée à un grossissement de 10 environ cette région se montre constituée par des corpuscules sphériques échinés (fig. VI, *b*). Le corps central de chaque corpuscule mesure 250 μ environ de diamètre et les piquants atteignent jusqu'à 300 μ (fig. VI, c). L'armature échinée est formée de filaments à membrane brune, rigides, peu et irrégulièrement ramifiés, anastomosés en un réseau imparfait, à mailles très larges, entourant le corps central. Les rameaux libres sont dressés en piquants aigus (fig. VI, *d*).

Lorsqu'on dilacère l'un de ces corpuscules, on constate, indépendamment de l'armature échinée, la présence de deux sortes de filaments : 1° des filaments foncés de 4 à 6 μ de diamètre, à membranes latérales et à cloisons transversales brunes et épaisses ; 2° des filaments plus clairs, de 1 à 3 μ de diamètre, à cloisons transversales brunes et épaisses, mais à

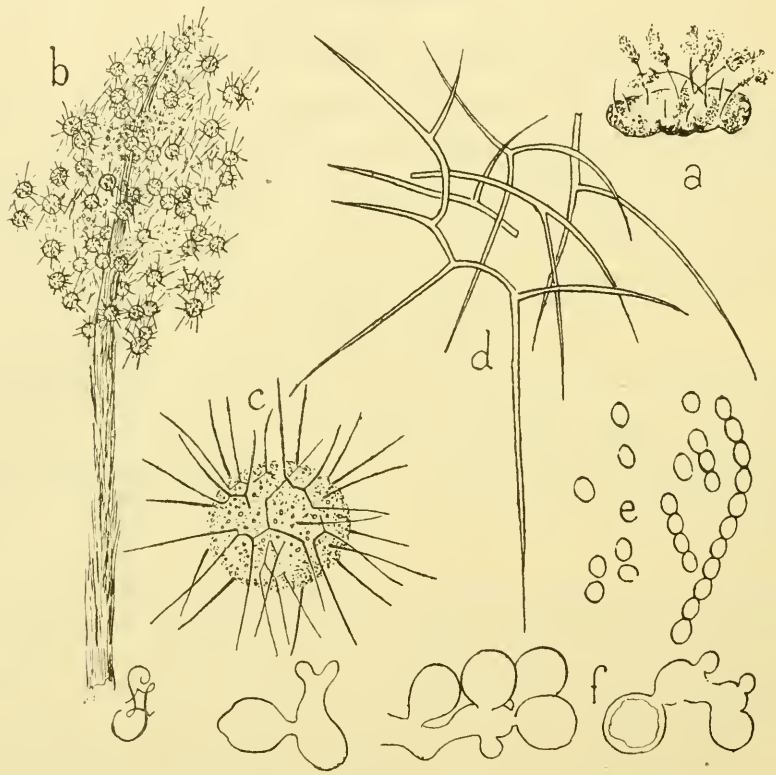


Fig. VI. — *a*. Echantillon grand. nat. — *b*. Appareil sporifère. Gross. 10. — c. Corpuscule échiné. Gross. 75. — — *d*. Armature des corpuscules. Gross. 300. — *e*. Groupe de petites spores. Gross. 900. — *f*. Quelques grosses spores. Gross. 1200.

membranes latérales plus minces et presque hyalines. En même temps la dilacération libère une grande quantité de spores brunes subsphériques ou ovoïdes, isolées ou agglomérées, ou bien encore disposées en chapelet (fig. VI, *e*). Ces spores mesurent de 3 à 4 μ de diamètre. Il n'a pas été possible d'établir les rapports entre ces spores et les filaments au milieu desquels on les voit sur les préparations.

Dans quelques préparations on trouve, indépendamment de ces spores, d'autres spores beaucoup moins nombreuses, plus foncées et

mesurant de 7 à 8 μ de diamètre. On en voit en place, sur quelques fragments des gros filaments (fig. VI, *f*).

Le pédicelle, qui mesure environ 1/2 mm. de diamètre, est formé d'un faisceau de filaments brun foncé, de 4 μ de diamètre, ayant des membranes épaisses et des cloisons espacées.

L'aspect général de ces appareils fongiques complexes, la disposition et le groupement bizarres des corpuscules éclinés au sommet du pédicelle sur lequel ils paraissent simplement accrochés par leurs piquants, la difficulté de reconnaître leur mode de formation et leur structure, l'ignorance de l'origine et de la disposition des spores ne permettent pas l'identification de cet organisme avec des formes connues. En attendant de pouvoir lui assigner une place précise dans les cadres de la systématique, je le mets provisoirement parmi les Phaeostilbées amérosporées.

VI. SCLÉROTES, RHIZOMORPHES, FEUTRAGES MYCÉLIENS

Provincia de Guipúzcoa (*Espagne*). — Cueva de Landarbasto G à Renteria, part. de San Sebastian (28-7-17), n° 857.

Corps massif de couleur noire, fusiforme. Dimensions, 8 cm. de long sur 8 mm. de diamètre dans la région renflée. La section transversale montre une zone périphérique brune et une masse centrale blanc jaunâtre.

Provincia de Guipúzcoa (*Espagne*). — Cueva del Kursaal à Alza, part. de San Sébastian (16-VIII-17), n° 859.

Deux sclérotes oblongs, de couleur fuligineuse, l'un de 35 mm. sur 9 mm., l'autre de 25 mm. sur 5 mm. Ce sont probablement des sclérotes de *Collybia tuberosa*.

Provinz Krain (*Autriche*). — Grotte d'Adelsberg à Adelsberg, Bezirk Adelsberg (25-IV-14), n° 772.

Cordons rhizomorphes cylindriques, creux, brun noir, de 1 à 3 mm. de diamètre, portant des ramifications latérales qui naissent à peu près normalement à l'axe du cordon. Peu nombreuses, ces ramifications sont de plus petit diamètre que l'axe, 1/2 mm. environ. Elles ont une coloration plus claire, surtout vers les extrémités.

La paroi de ce cordon tubulaire présente trois régions : une région

externe incolore mesurant de 25 à 100 μ d'épaisseur ; une région médiane colorée en brun foncé de 20 μ environ d'épaisseur ; une région interne dont l'épaisseur est variable entre 20 et 100 μ. Cette paroi est formée de filaments disposés à peu près parallèlement à l'axe en un enchevêtrement serré jusqu'à la coalescence, ayant dans les coupes l'apparence d'un tissu pseudo-parenchymateux.

Provinz Krain (*Autriche*). — Podpec Höhle à Podpec, Bezirk Gottschee (3 V-14), n° 779.

« L'aspect général de cet organisme est celui d'un chevelu de racine,... « la plante pousse toujours sur le plancher de la grotte. Elle commence « par un mince filament noir fixé au sol par des crampons enfoncés dans « le sable. Puis le végétal s'allonge en se ramifiant et en s'épaississant ; « chaque rameau se fixant dans le sol par un crampon. L'extrémité « opposée est formée par plusieurs filaments libres, chaque filament se « terminant par une région végétative de couleur claire. La consistance « de ces ramuscules est ligneuse, mais cassante. La longueur dépasse « souvent 3 mètres. On les trouve seulement sur les sols sableux ou ar- « gileux. Tous ceux que nous avons observés s'irradiaient à partir d'un « centre formé par du bois pourri. (Racovitza, *in litt.*, 17 juin 1914).

Ces rhizomorphes sont des cordons cylindriques ramifiés, de 1 à 2 mm. de diamètre, constitués par un axe central blanc-grisâtre entouré d'un gaine peu adhérente et cassante, de couleur brun noirâtre (fig. VII, *a* et *b*). Cette coloration passe au brun-rougeâtre dans les jeunes ramifications et devient plus claire aux extrémités.

Une section transversale montre quatre régions nettement distinctes : un revêtement périphérique, une zone corticale, un manchon lacuneux, une région médullaire (fig. VII, *c* et *d*).

Le revêtement est formé d'un tissu pseudo-cellulaire, à cellules polyédriques dont la paroi épaisse est colorée en rouge-brun. Cet ensemble, qui mesure de 15 à 25 μ de largeur, a l'apparence et la consistance d'un tissu sclérifié.

La zone corticale, en continuité avec le revêtement, s'en distingue à la fois par l'absence de coloration et par l'aspect du tissu qui la constitue. Les pseudo-cellules, variables dans leur forme et dans leurs dimensions, présentent des parois très irrégulièrement épaissies et incolores Elles y ont toute l'allure de cellules collenchymateuses. Cette zone, plus étendue que le revêtement, varie entre 70 et 100 μ de largeur.

Le manchon lacuneux est un espace circulaire creux, traversé par des filaments anastomosés ou des faisceaux de filaments qui relient la gaine à l'axe central. Il en résulte une très faible adhérence entre ces deux régions. La gaine externe fragile, cassante, cède facilement à une faible traction laissant à nu l'axe central blanchâtre (fig. VII, *b*).

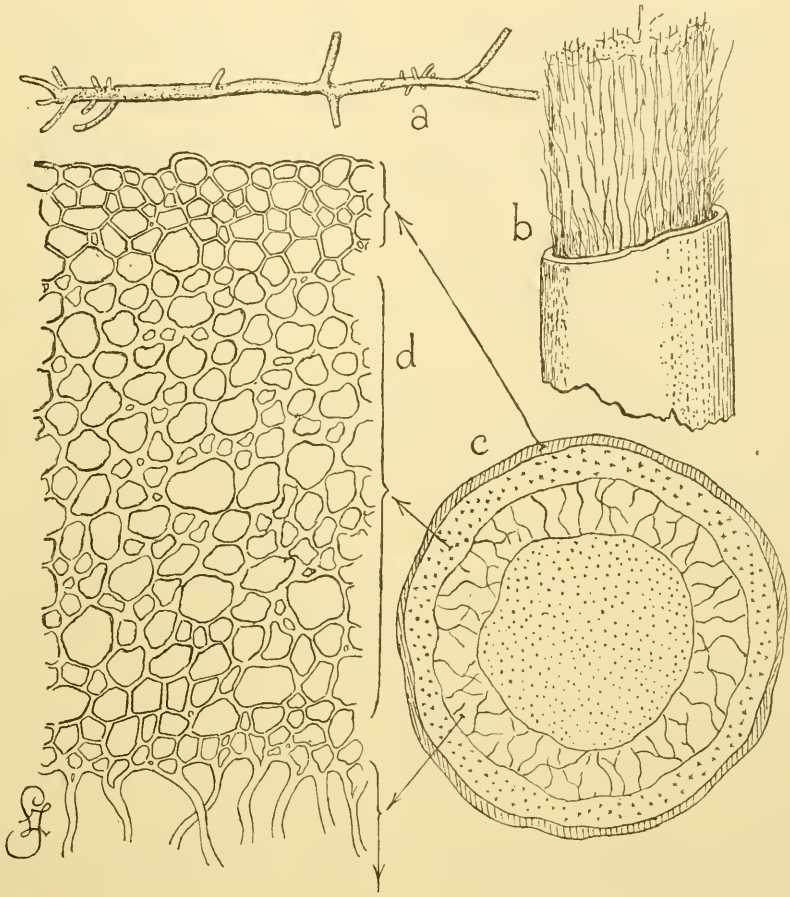


Fig. VII. — *a*. Fragment de rhizomorphe grand. nat. — *b*. Fragment en partie décortiqué. Gross. 25. — *c*. Section transversale du cordon. Gross. 45. — *d*. Section transversale du cortex. Gross. 900.

La région médullaire est constituée par un faisceau compact de filaments plus ou moins enchevêtrés, mais dont l'orientation demeure à peu près parallèle à l'axe du cordon rhizomorphe. Ces filaments hyalins sont de très faible diamètre et mesurent de 2 à 3 μ ; leurs parois fortement épaissies sont réfringentes sous le microscope ; leur cavité très réduite

apparaît sous l'aspect d'une ligne grisâtre suivant l'axe de chaque filament.

Les caractères de ce rhizomorphe correspondent à ceux du *Rhizomorpha subcorticalis* Pers. (v. SACCARDO, XIV, p. 1180, et LETELLIER, Figures des Champ. servant de suppl. aux pl. de Bulliard, pl. 680, fig. 3 et 4).

Provincia di Salerno (*Italie*). — Grotta di Civale à Ravello, Arr. d'Amalfi (17-V-17), n° 843.

Fragments de Rhizomorphes de couleur brune.

Département du Jura (*France*). — Grotte de Baume-les-Messieurs, commune de Baume-les-Messieurs, canton de Voiteur (25-VII-16), n° 892.

Cordons rhizomorphes (débris).

Provinz Krain (*Autriche*). — Grotte d'Adelsberg à Adelsberg, Bezirk Adelsberg (25-IV-14), n° 772.

A la face inférieure du corselet d'un très petit Coléoptère rouge-acajou, on voit quelques minuscules plaques membraneuses blanches, constituées par un feutrage serré de filaments très fins, abondamment cloisonnés.

Département du Doubs (*France*). — Grotte de Fourbanne, commune de Fourbanne, canton de Baume-les-Dames (2-VI-16), n° 817.

Sur petite crotte de Rongeur, feutrage mycélien blanc, serré en une sorte de membrane.

Provincia de Huesca (*Espagne*). — Cueva del Cantal à Acumuer, part. de Jaca (21-VII-14), n° 783.

Enchevêtrement lâche de filaments fongiques englobant des débris d'Insectes.

Provincia de Valencia (*Espagne*). — Cueva de las Maravillas à Alcira, part. d'Alcina (23-III-17), n° 849.

Petites agglomérations d'une substance blanc jaunâtre qui, probablement, n'a rien de fongique.

Provincia de Huesca (*Espagne*). — Cueva de las Guixas à Villanùa, part. de Jaca (23-VII-14), n° 784.

Petite graine à tégument noir, en germination. La radicule blanche simule le pied grêle d'un Champignon et la graine qui la surmonte, représente le chapeau.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1884. Bainier (G.). Nouvelles observations sur la zygospore des Mucorinées. (*Ann. Sc. nat. Bot.*, 6e série, t, 19).

1903. Bainier (G.). Sur quelques espèces de Mucorinées nouvelles ou peu connues. (*Bull. Soc. myc. Fr.*, t. 19).

1909. Bainier (G.). Monographie des *Chaetomidium* et des *Chaetomium*. (*Bull. Soc. myc. Fr.*, t. 25).

1885. Boudier (E.). Nouvelle Classification naturelle des Discomycètes charnus (*Epinal, V. Collot*),

1907. Boudier (E.). Histoire et Classification des Discomycètes d'Europe (*Paris, P. Klincksieck*).

1839. Corda (A. C. I.). Pratchflora europaïscher Schimmelbildung. (*Leipzig, G. Fleischer*).

1840. Corda (A. C. I.). Flore illustrée des Mucédinées d'Europe. (*Leipzig, G. Fleischer*).

1892. Fischer (A.). Phycomycètes *in* Rabenhorst's Kryptogamen-Flora, IV Abth. (*Leipzig, Ed. Kummer*).

1815. Fries (E.). Observationes mycologicae, vol. Vol. I. (*Havniae, G. Bonnieri*).

1821. Fries (E.). Systema mycologicum, vol. I (*Gryphiswaldiae, E. Mauritii*).

1823. Fries (E.). Systema mycologicum, vol. II (*Gryphiswaldiae, E. Mauritii*).

1829. Fries (E.). Systema mycologicum, vol. III (*Gryphiswaldiae, E. Mauritii*).

1836-1838. Fries (E.). Epicrisis systematis mycologici seu synopsis Hymenomycetum (*Upsaliae*).

1849. Fries (E.). Summa Vegetabilium Scandinaviae (*Holmiae et Lipsiae, G. Bonnieri*).

1869. Fuckel (L.). Symbolae mycologicae (*Wiesbaden, J. Niedner*).

1871. Karsten (P. A.). Mycologia Fennica, pars I, Discomycètes (*Helsingfors*).

1817. Kunze (G.) und J. C. Schmidt. Mykologische Helte, Bd. I. (*Leipzig, L. Woss*).

1913. Lagarde (J.). Biospeologica. Champignons, 1re série. (*Arch. de Zool. exp. et gén.*, t. 53, fasc. V, p. 277-307).

1917 *a*. Lagarde (J.). Biospeologica. Champignons, 2me série. (*Arch. de Zool. exp. et gén.*, t. 56, fasc. IV, p. 279-314).

1917 *b*. Lagarde (J.). A propos du *Mahevia Guignardii* (*Arch. de zool. exp. et gén.*, Notes et Revues, no 5, p. 129-133.).

1908. Lendner (A.). Les Mucorinées de la Suisse. (*Berne, K.-J. Wyss*).

1762. Linné (C.). Species plantarum. (*Holmiae, Laurentii Salvii*).

1906. Maheu (J.). Contribution à l'étude de la flore souterraine de France. (*Ann. Sc. nat., Bot.*, 9me série, vol. III).

1729. Micheli. Nova plantarum genera (*Florentiae*).

1797. Persoon (C.-H.). Tentamen dispositionis methodicae Fungorum (*Lipsiae, P.-P. Wolf*).

1913. Picard (F.). La Teigne des Pommes de terre. (*Ann. Serv. Epiphyties*, t. I, p. 106-176).

1886. Saccardo (P.-A.). Sylloge Hyphomycetum. (*Syll. Fung.*, vol. IV).
1887. Saccardo (P.-A.). Sylloge Hymenomycetum. (*Syll. Fung.*, vol. V).
1888 *a*. Saccardo (P.-A.). Théléphorées. (*Syll. Fung.*, vol. VI).
1888 *b*. Saccardo (P.-A.). Phycomycètes. (*Syll. Fung.*, vol. VII, pars. I.).
1862. Tulasne (C.) Fungi hypogei. (*Paris, Fréd. Klincksieck*).
1863. Tulasne (C.). Selecta Fungorum Carpologia, vol. II. (*Paris*).
1831. Vittadini (C.). Monographia Tuberacearum. (*Mediolani, F. Rusconi*).
1912. Vuillemin (P.). *Beauveria*, nouveau genre de Verticilliacées. (*Bull. Soc. bot. Fr.*, t. 59).
1887. Winter (G.). Gymnoascées et Pyrénomycètes *in* Rabenhorst's Kryptogamen-Flora, II Abth. (*Leipzig, Ed. Kummer*).

Liste des numéros de matériel avec énumération des espèces récoltées.

724. — Dasyscyha virginea Fuckel.
— — Claterosporium atrum Saccardo.
726. — Isaria arachnophila Ditmar.
727. — Beauveria globulifera Picard.
730. — Peniophora quercina Cooke.
734. — Filaments de Mucédinée.
736. — Mucor Mucedo Linné.
— — Ombrophila janthina Karsten.
737. — Mycena supina Fries.
740. — Phaeostilbée amérosporée.
742. — Hyalinia dilutella Boudier.
744. — Mycena sp.
— — Peniophora quercina Cooke.
745. — Chaetomium elatum Kunze.
— — Sclerotinia.
746. — Stereum.
748. — Stysanus typhoides Lagarde.
749. — Phaeostilbée amérosporée.
750. —Pirostoma.
— — Sporocybe sp.
752. — Sporotrichum polyspermum Link.
755. — Hymenogaster vulgaris Tulasne.
— — Marasmius epiphyllus Fries.
— — Phaeostilbée amérosporée.
757. — Tilochladium Eleutheratorum Vuillemin.
758. — Plasmode de Myxomycète.
— — Chaetomium sp.
759. — Phycomycète.
761. — Omphalia integrella Persoon.
772. — Coprinus plicatilis Fries.
— — Panus.
— — Rhizomorphes.
— — Feutrages mycéliens.
773. — Thelephora spiculosa Fries
— — Clitocybe sp.
— — Mycena sp.
775. — Dématiée amérosporée.
777. — Cordyceps sp.
— — Mycena stylobates Fries.
— — Mycena vitilis Fries.
— — Mycena polygramma Fries.
779. — Rhizomorpha subcorticalis Persoon.
780. — Coprinus tomentosus Fries.
784. — Graine en germination.
800. — Fragments d'Agaricinée.
817. — Feutrage mycélien.
818. — Gymnoascus Reessii Baranetzky.
819. — Isaria sp.
821. — Ustulina vulgaris Tulasne.
824. — Trichoscypha. resinaria Phillips.
— — Beauveria. globulifera. Picard.
838. — Isaria sp.
843. — Fragments de Rhizomorphe.
844. — Tilachlidium Eleutheratorum Vuillemin.
847. — Schizophyllum commune Fries.
849. — Substance amorphe non fongique.
851. — Mucor sp.
852. — Isaria felina Fries.
854. — Phycomycète.
857. — Marasmius ramealis Fries.
— — Sclérote.
859. — Pholiota unicolor Vahl.
— — Sclérote.
860. — Marasmius epiphyllus Fries.
861. — Omphalia scyphoides Fies.
865. — Naucoria camerina Fries.
867. — Tilachlidium Eleutheratorum Vuillemin.
869. — Omphalia polyadelpha Lasch.
— — Pédicelles d'Agaricinées.
870. — Mycena Mucor Fries.
— — Sporocybe sp.
880. — Mycena flavo-alba Fries.
883. — Beauveria globulifera Picard.
— — Echinobotryum parasitans Corda.
— — Sporotrichum sp.
885. — Mucédinée verticilliée.
892. — Cordons rhizomorphes.
— — Phycomycète.
— — Spores de Myxomycète.

Index alphabétique des espèces avec leur numéro de matériel.

Agaricinées incomplètes, nos 800 et 869 608
arachnophila (Isaria), n° 726 612
atrum (Claterosporium), n° 724 611
camerina (Naucoria), n° 865 607
capillaris (Mycena), n° 742 604
Chaetomium sp., n° 758 597
Clitocybe sp., n° 773 602
commune (Schizophyllum), n° 847 606
Coprinus sp., n° 786 608
Cordyceps sp., n° 777 598
Dématiée, n° 775 612
dilutella (Hyalinia), n° 742 599
elatum (Chaetomium), n° 745 597
Eleutheratorum (Tilachlidium), nos 757, 844 et 867 614
epiphyllus (Marasmius), nos 755 et 860) 606
felina (Isaria), n° 852 612
Feutrages mycéliens, nos 772 et 817 619
Filaments fongiques, n° 783 622
flavo-alba (Mycena), n° 880 603
globulifera (Beauveria), nos 727, 824 et 883 610
Graine en germination, n° 784 622
gypsea (Mycena), n° 868 603
integrella (Omphalia), n° 761 605
Isaria sp., nos 819 et 838 613
janthina (Ombrophila), n° 736 598
Mucédinées, nos 734 et 885 610
Mucedo (Mucor), n° 736 594
Mucor (Mycena), n° 870 604
Mucor sp., n° 851 595
Mycena sp., nos 744 et 773 605
Myxomycètes, nos 758 et 892 594
Panus sp., n° 772 606
parasitans (Echinobotryum), n° 883 611
Phacostilbées, nos 740, 743, 749 et 755 617
Phycomycètes, nos 759, 854 et 892 595
Pirostoma sp., n° 750 609
plicatilis (Coprinus), n° 772 608
polyadelpha (Omphalia), n° 869 605
polygramma (Mycena), n° 777 603
polyspermum (Sporotrichum), n° 752 609
quercina (Peniophora), nos 730 et 744 601
ramealis (Marasmius), n° 857 606
Reessii (Gymnoascus), n° 818 596
resinaria (Trichoscypha), n° 824 601
Sclérotes, nos 857 et 859 619
Sclerotinia sp., n° 745 599
scyphoides (Omphalia), n° 861 605
spiculosa (Thelephora), n° 773 602
Sporocybe sp., nos 750 et 870 616
Sporotrychum sp., n° 883 609
Stereum, n° 746 602
stylobates (Mycena), n° 777 604
subcorticalis (Rhizomorpha), n° 779 622
Substance amorphe, n° 849 622
supina (Mycena), n° 737 604
Thureti (Saprolegnia), n° 790 595
tomentosus (Coprinus), n° 780 608
typhoides (Stysanus), n° 784 617
unicolor (Pholiota), n° 859 607
virginea (Dasyscypha), n° 724 600
vitilis (Mycena), n° 777 603
vulgaris (Hymenogaster), n° 755 601
vulgaris (Ustulina), n° 821 598

MBL/WHOI LIBRARY
WH 17R6 4